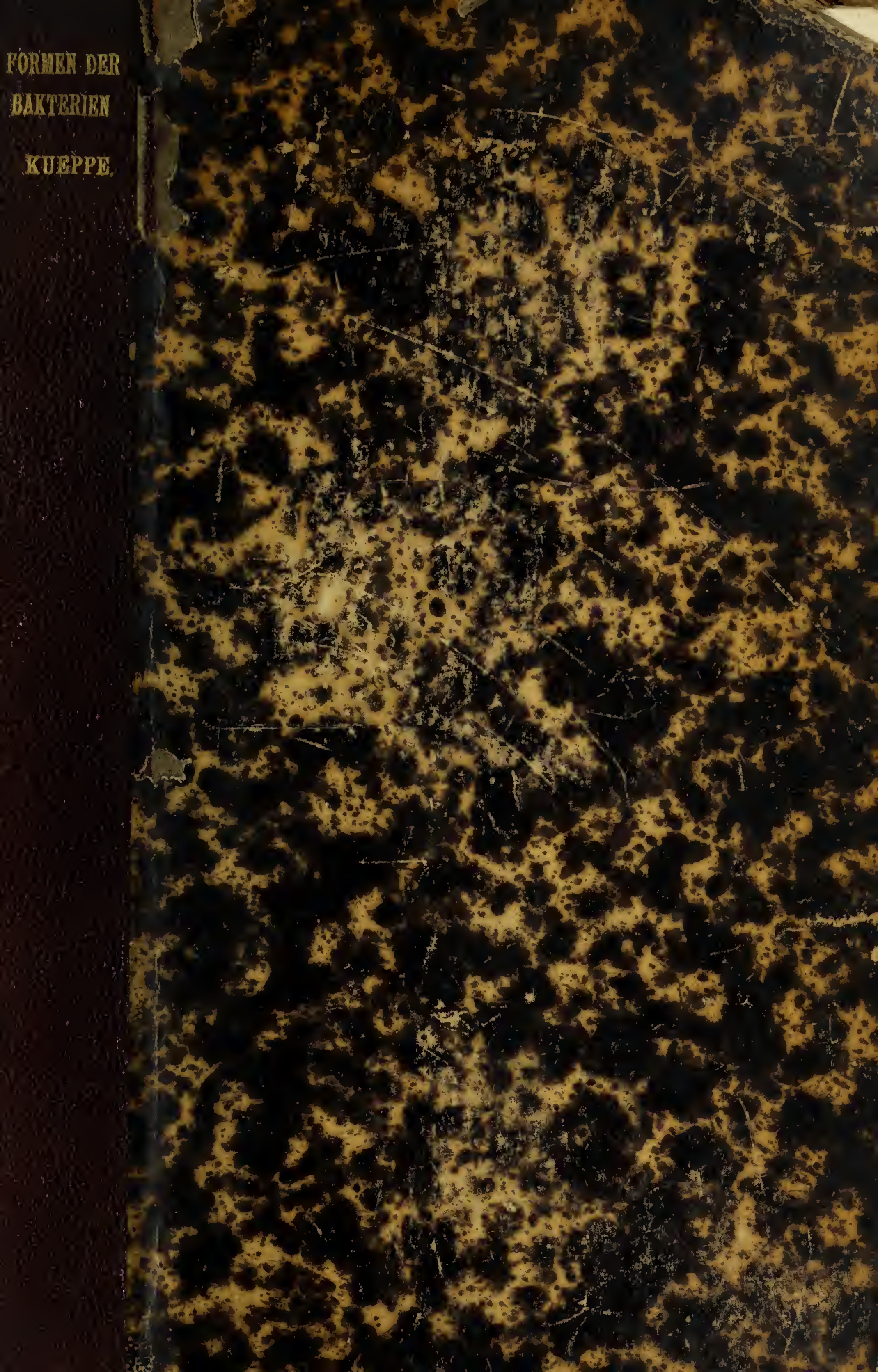
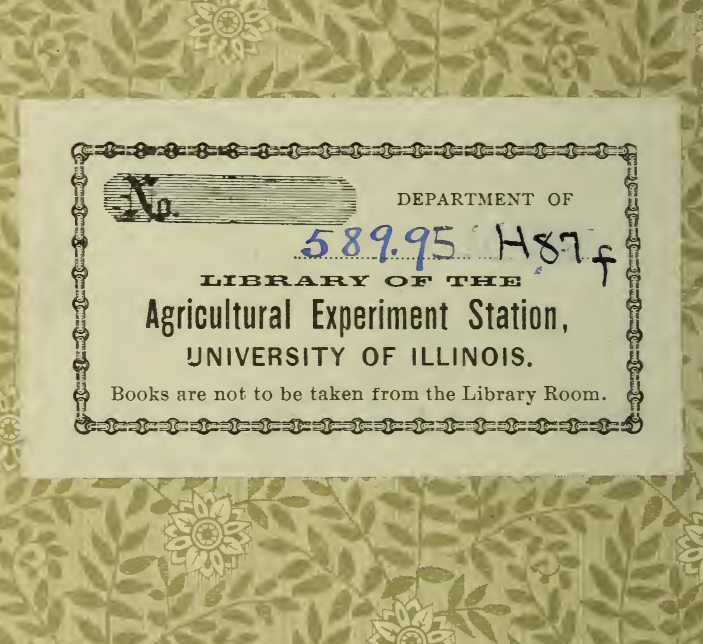
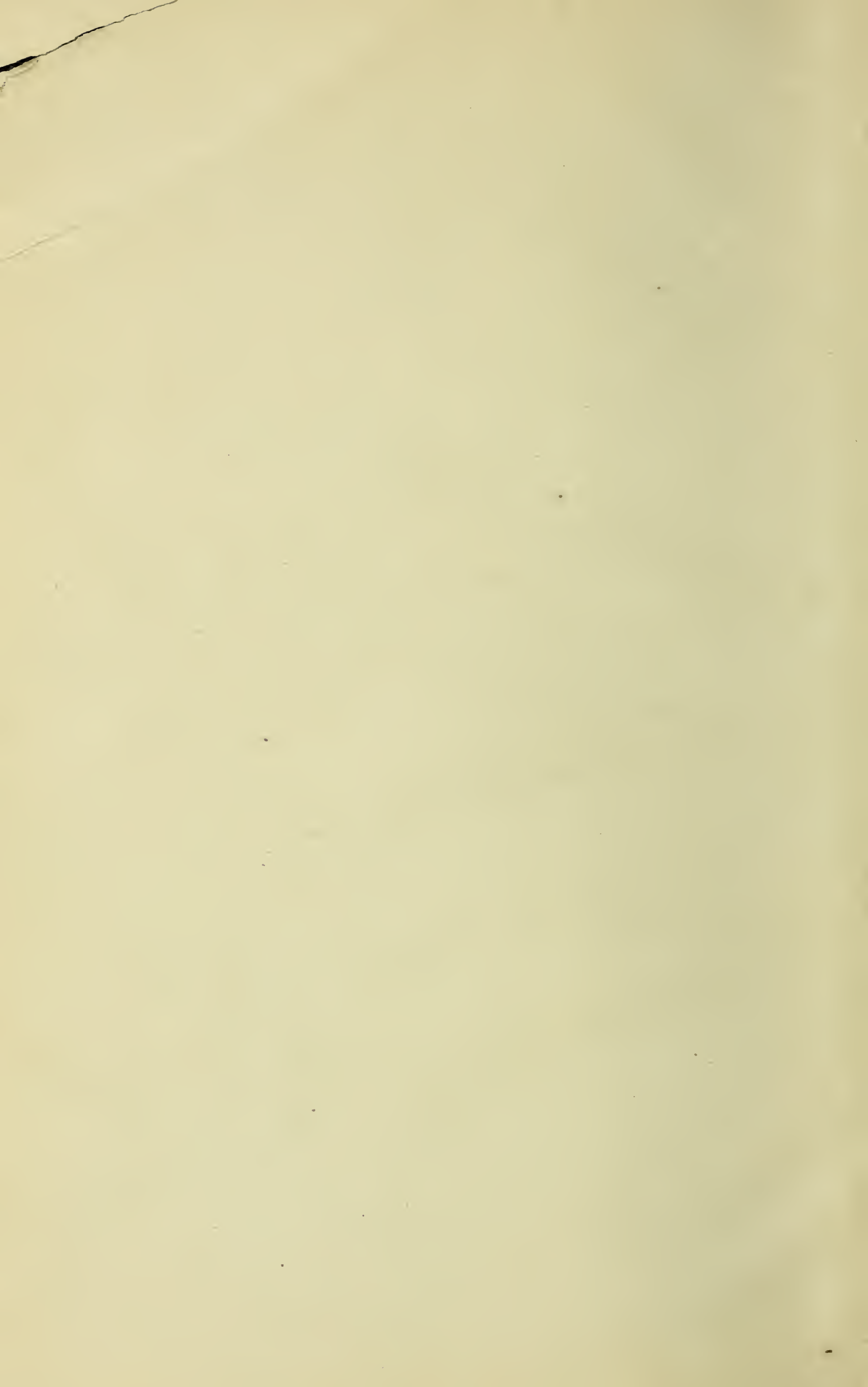
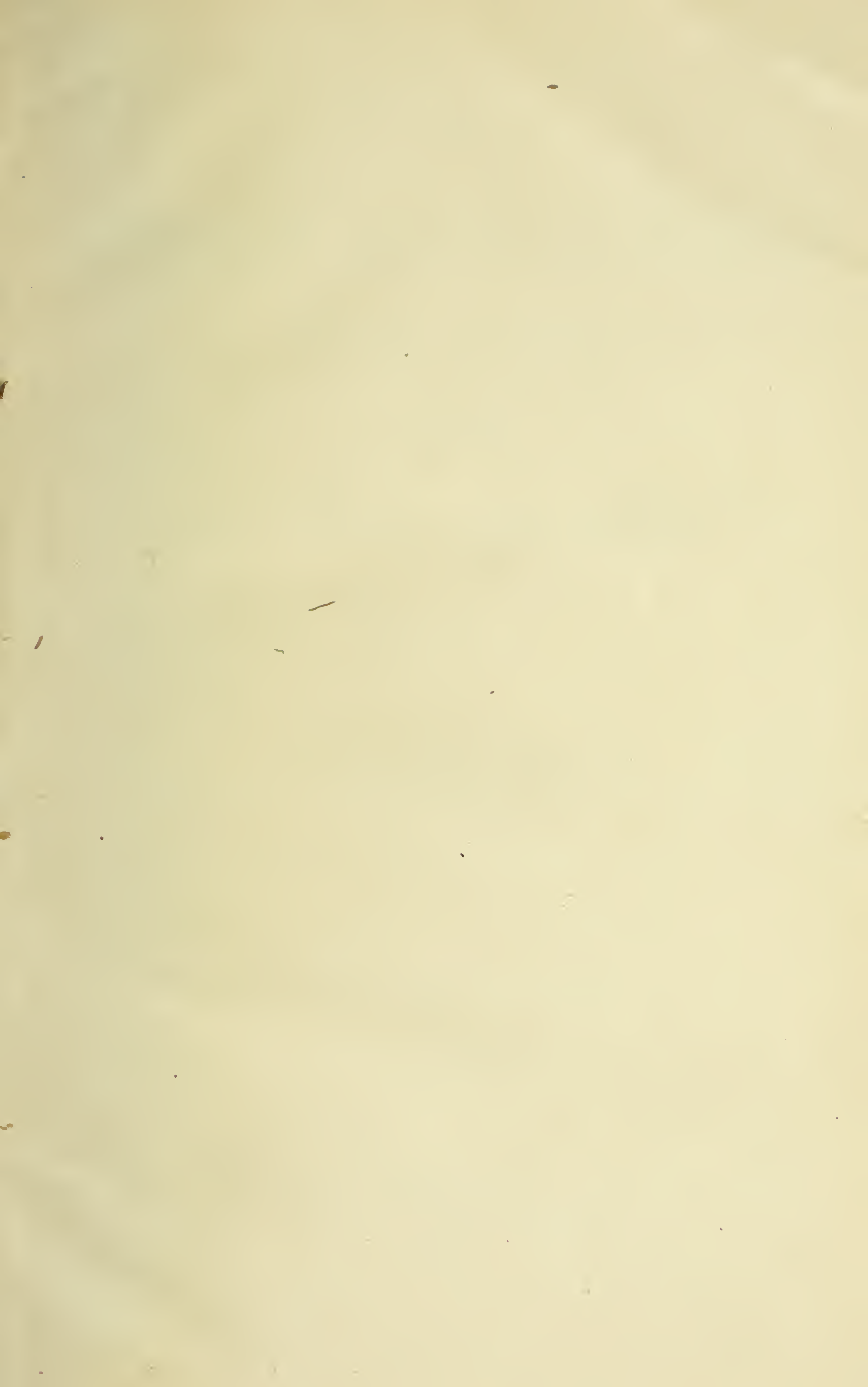

FORMEN DER
BAKTERIEN
KUEPPE.









DIE

FORMEN DER BAKTERIEN

UND IHRE BEZIEHUNGEN

ZU DEN

GATTUNGEN UND ARTEN.

VON

DR. FERDINAND HUEPPE,

Docent der Hygiene und Bakteriologie am chemischen Laboratorium von R. Fresenius zu Wiesbaden.

MIT 24 HOLZSCHNITTEN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1886.

Druck von Carl Ritter in Wiesbaden.

HERRN

Dr. FERDINAND COHN,

PROFESSOR DER BOTANIK IN BRESLAU

UND

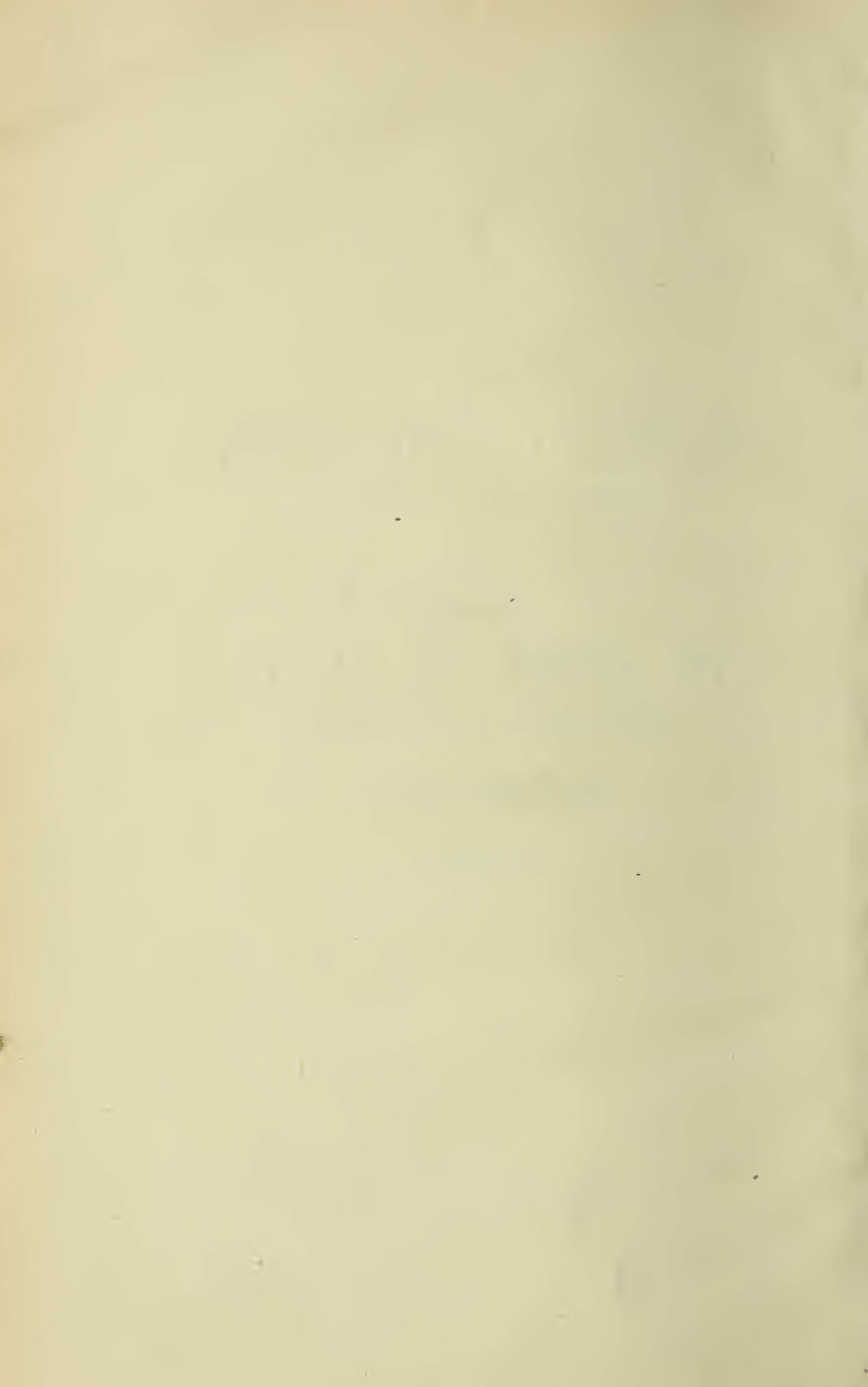
HERRN

Dr. ANTON DE BARY,

PROFESSOR DER BOTANIK IN STRASSBURG

HOCHACHTUNGSVOLL

GEWIDMET.



Vorwort.

Seit Jahren herrschen auf dem Gebiete der Morphologie der Bakterien die schroffsten Gegensätze, ohne dass bisher eine gegenseitige Verständigung möglich war. Die Stellungnahme zu den Theorien über die allgemeine Morphologie hat mehr als direct ermittelte Thatsachen die Ansichten bestimmt, so dass Schroffheiten und fortwährende Missverständnisse kaum zu vermeiden waren.

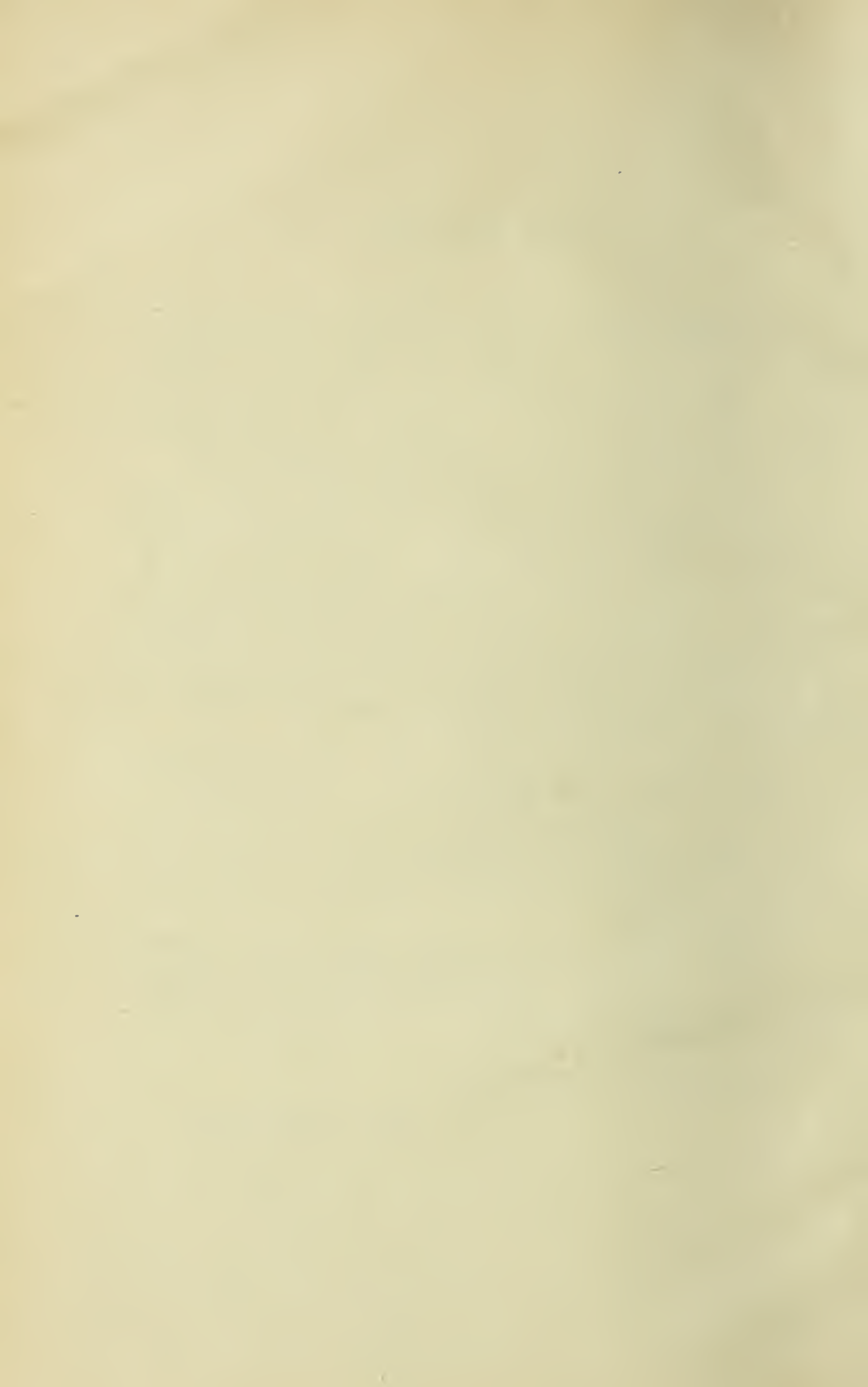
Allmählich scheinen mir aber die auf diesem Gebiete selbst ermittelten Thatsachen so weit gediehen, um eine erneute Prüfung zu gestatten. Ohne etwas Kritik geht es dabei freilich nicht ab, wenn man auf Grund eigener eingehender Untersuchungen und Beobachtungen ein Material zu sichten versucht, bei dem die wichtigsten morphologischen Ermittelungen oft nur nebenbei in physiologischen und pathologischen Arbeiten erwähnt sind, während manche als morphologische angekündigte Mittheilung mehr über Biologie als über Morphologie zu berichten wusste.

Eine Klärung und Verständigung über die morphologischen Grundlagen ist aber in der Bakteriologie von einschneidender Bedeutung für die biologischen Fragen und schon jetzt hat manche wichtige physiologische und pathologische Controverse ihren wissenschaftlichen Abschluss erst durch eine gründliche morphologische Untersuchung gefunden.

Je mehr Klarheit in den Grundzügen herrscht, um so leichter wird sich aber auch eine Verständigung in Einzelheiten anbahnen, und ich hoffe mit diesem Versuche etwas zur Klärung und gegenseitigen Verständigung beizutragen.

Wiesbaden, November 1885.

Der Verfasser.



Inhaltsverzeichniss.

I.

Die älteren Anschauungen über die Bakterien. Sind die Bakterien Thiere oder Pflanzen? Sind specifische Trennungen unter denselben möglich?

Die ersten Zeiten nach der Entdeckung der Mikroorganismen durch Leeuwenhoek, 1675, waren Speculationen über die Herkunft dieser Organismen, über Beziehungen zu Seuchen und über ähnliche Fragen gewidmet, zu deren Entscheidung die mangelhaften Instrumente und dürftigen Experimente keinerlei thatsächliche Anhaltspunkte lieferten. Auch der erste Versuch einer Classificirung auf morphologischer Grundlage durch Will, 1752, brachte noch wenig Positives zu Tage. Wichtiger wurde der besser motivirte Classificirungsversuch von Otto Friedrich Müller dadurch, dass er 1773 bis 1786 unter den Infusorien auch die Mikroorganismen berücksichtigte, welche wir jetzt Bakterien nennen. Wenn auch die Einzelheiten seiner Eintheilung kaum noch Interesse bieten können, so ist es doch immerhin nicht unwichtig zu wissen, dass ein grosser Theil der noch jetzt geläufigen Namen damals von Müller eingeführt wurde. Bezeichnungen wie Monas, Bakterium, Proteus, Vibrio, und unter diesen: Vibrio rugula, Vibrio bacillus, Vibrio spirillum finden sich von jetzt ab in der Litteratur. Auch Bory de Saint-Vincent, 1824 bis 1831, brachte noch keine principiellen Fortschritte, trotz einiger Berichtigungen in Einzelheiten.

In dieser ganzen früheren Periode wurde in Folge der ungenügenden optischen und experimentellen Hülfsmittel die morphologische und biologische Seite der Frage immer durcheinander geworfen und die Theorien waren im Gegensatze zu den dürftigen Thatsachen die denkbar grossartigsten. Unter diesen Anschauungen

will ich nur einige anführen, welche sich zum Theil bis in unsere Tage, wenn auch mit Aenderungen, erhalten haben, oder solche, deren Prüfung zugleich zu thatsächlichen Fortschritten geführt hat.

Eine mutterlose Entstehung aus anorganischen Urstoffen schien die Räthsel der ersten Entstehung des Lebens dem Experimente und dem Mikroskope zugänglich zu machen und zu lösen. Solchen an der Grenze zwischen Anorganischen und Organischen in Infusen entstandenen Urwesen sollte dann „ein grenzenloser, proteischer Formenwechsel des Körpers“ zukommen. Diese proteusartige Natur sollte sich darin weiter äussern können, dass eine „Verwandlung, Metaschematismus, aller in alle anderen Infusionsformen“ stattfindet oder dass aus den Infusorien sogar die Formen der Pilze und Flechten hervorgehen. Bei dieser Umwandlung der Infusorien in Pflanzen, sollten äussere Einflüsse das Bestimmende sein.

Seit den grundlegenden Versuchen von Spallanzani, 1776, war die experimentelle Forschung mit Erfolg bemüht, Licht in diesem dunklen Gebiete zu verbreiten. An der Hand immer mehr verfeinerter und vereinfachter Versuche konnte man die generatio spontanea mehr und mehr zurückweisen und erkennen, dass alle bis jetzt bekannten kleinsten Lebewesen aus specifischen Keimen hervorgehen.

Auf morphologischem Gebiete glaubte dann Ehrenberg[1], 1830 bis 1838, den Beweis für die Haltlosigkeit der Lehre von der Urzeugung führen zu können durch die Mittheilung der Erforschung einer hohen Organisation der Infusorien, an der auch die Bakterien participiren sollten. Die Infusorien wurden von Ehrenberg in Tribus, Gattungen und Arten nach Formmerkmalen eingetheilt, und speciell unsere heutigen Bakterien wurden bei verschiedenen Familien untergebracht.

I. Familie Monadina.

Gattung Monas.

Gruppe I. Kugelmonaden, Sphaeromonades.

α) Punktmonaden;

β) Eimonaden.

---

[1]) Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. 1838.

Gruppe II. Stabmonaden, Rhabdomonas, umfasst alle nicht deutlich gegliederten Bakterien, darunter:

α) die an beiden Enden gleichmässig abgerundeten, cylindrischen Stabmonaden;

β und γ) die an einem Ende zugespitzten, am anderen abgerundeten Kegel und Kreiselmonaden;

δ) an beiden Enden verdünnten Spindelmonaden.

II. Familie Cryptomonadina.

Die Gattung Ophidomonas, welche man jetzt in genetische Beziehungen zu den Bakterien bringt.

IV. Familie Vibrionia.

Gliederfäden (Monadenstöcke) als gradlinige Körper (durch rechtwinklige Quertheilung)	unbiegsam		Bakterium.
	schlangenförmig biegsam		Vibrio.
als spiralförmig gekrümmte Körper (durch schiefe? Quertheilung)	gewundene Gliederfäden, biegsam		Spirochaeta.
	gewundene Gliederfäden, unbiegsam	cylindrisch gedehnte Spiralform	Spirillum.
		scheibenartig gedrängte Spiralform	Spirodiscus.

Dujardin[1]) berichtigte viele Irrthümer Ehrenberg's über die Infusorien und wies auch speciell die angebliche Organisation der Bakterien zurück. Auch Dujardin bringt noch nicht alles, was wir jetzt zu den Bakterien rechnen, unter seinen Vibrionen unter. Unter den Vibrionen Dujardin's ist die Gattung Bakterium dadurch charakterisirt, dass die mehr oder weniger deutlich gegliederten starren Fäden nur eine zitternde, keine schlängelnde Bewegung zeigen. Die Gattung Vibrio hat schlangen- oder wellenförmig biegsame Fäden. Die dritte und letzte Gattung, Spirillum, bildet Fäden in Schraubenform.

Bei diesen Eintheilungen von Ehrenberg und Dujardin handelte es sich darum, scharfe, constante Formmerkmale zu finden, um die Vibrionia gegen die übrigen Infusorien abzugrenzen und die Genera innerhalb dieser Gruppe zu unterscheiden. Ehrenberg

1) Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires 1841.

fand die Vibrionia dadurch charakterisirt, dass er die Fäden als zusammengesetzt aus isodiametrischen Gliedern auffasste, l. c. S. 74, „Zitterthierchen sind Monadinen, welche, durch quere unvollkommene Selbsttheilung, bewegte Gliederfäden bilden". „Die fadenförmigen, sehr zarten Körper nämlich sind nicht Einzelthiere, sondern kettenartige Monadenstöcke und jedes der schwer sichtbaren Gliederchen der Kette ist offenbar erst ein Einzelthierchen. Der Grund dieser Ansicht liegt darin, weil diese Formen nie eine bestimmte Länge oder Gliederzahl besitzen, und weil gleichzeitig mit sehr langen sehr kurze vorhanden zu sein pflegen und so kurze, dass sie bis aus nur 2 bis 3 Gliedern bestehen, die man von Monas termo und crepusculum gar nicht anders als durch die Gesellschaft und eine etwas eigenthümliche, schwer zu charakterisirende Bewegung unterscheiden kann."

Dujardin erkennt eine solch bestimmt ausgesprochene Zusammensetzung nicht an und rechnet wegen des Gesammthabitus viele Formen zu den Vibrionen, die Ehrenberg wegen mangelnder Segmentirung bei der Gattung Monas unterbrachte. Von einer scharfen Abgrenzung gegen andere Mikroorganismen ist demnach bei beiden Forschern noch keine Rede und die scheinbar so leichte Scheidung der einzelnen Gattungen der Vibrionia unter einander, der starrfädigen Bakterien von den wellenförmig biegsamen Vibrionen und den schraubigen Spirillen, gestaltet sich in der Praxis derart, dass fortwährend Verwechslungen vorkommen. Einig sind beide Forschern mit allen ihren Vorgängern darüber, dass die Bakterien zu den Thieren gehören. Doch findet sich schon bei Ehrenberg ein Bedenken angedeutet, indem er l. c. S. 77 meint „Der Vibrio Bacillus aus dem Zahnschleime des Menschen, welcher aber kein Thier zu sein scheint und den ich oft passiv, aber nie sich activ bewegen sah, würde, im Falle er thierisch wäre, Bakterium Bacillus zu nennen sein." Dies ist das erste Dämmern einer neuen Auffassung, welche ein physiologisches Criterium als ungenügend zur Entscheidung morphologischer Fragen betrachtet, auch wenn dasselbe noch so frappant ist, wie die scheinbar willkürliche Bewegung vieler Bakterien.

Das Verdienst, diesen principiellen Fortschritt angebahnt zu

haben, gebührt Perty.[1]) Die Vibrionida, die einfachsten aller Phytozoidien, sind nach ihm die „wahren Elementarorganismen", besitzen wahrscheinlich keine weitere Organisation und entstehen „aus Anfängen, welche verschwindend klein sind." „Die einzelnen Individuen sind sphäroidisch oder ellipsoidisch, vermehren sich durch Quertheilung und bilden, indem sie hierbei gewöhnlich zusammen bleiben, Ketten, die entweder gerade oder wie ein Korkzieher gewunden sind". Die Vibrioniden bewegen sich nach Perty nicht willkürlich, sondern automatisch „nach dem Typus der Oscillarieen". „Die Vibrioniden können von den Botanikern mit eben so grossem Rechte zum Pflanzenreiche und zwar zu den niedrigsten Algen gerechnet werden, als die Oscillatorien und Spirulinen".

Die Vibrionida theilt Perty, l. c. S. 179, ein:

A. in Spirullina. Ketten oder Fäden spiralgewunden; mit den Unterabtheilungen Spirochaeta und Spirillum;

B. Bakterina. Die Fäden geschlängelt oder gerade. Als Unterabtheilungen Vibrio, Bakterium, Metallacter (Bacillus), Sporonema.

Auch Cohn[2]) findet fast gleichzeitig die Verwandtschaftsbeziehungen der Bakterien, ebenso wie Perty, nicht bei den Thieren. „Die Bakterien (Vibrionen) scheinen alle in's Pflanzenreich zu gehören, weil sie eine unmittelbare und nahe Verwandtschaft mit offenbaren Algen bekunden."

Durch die Untersuchungen von Perty und Cohn war der Schwerpunkt der morphologischen Forschung auf eine vergleichende Prüfung der gesammten Formverhältnisse der Bakterien hingewiesen. Nichtsdestoweniger wurde von den meisten Forschern, welche die Bakterien nicht mehr zu den Thieren sondern zu den Pflanzen rechneten, ein einziges physiologisches Merkmal, der Mangel an Chlorophyll, für so wichtig gehalten, dass man trotz des Mangels morphologischer Verknüpfungspunkte die Bakterien mit Nägeli lieber unter dem Namen Spaltpilze zu einer selbstständigen Abtheilung der Pilze machte, wie man dieselben früher wegen eines anderen physiologischen

---

[1]) Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, 1852, S. 104.

[2]) Nova Acta Acad. Car. Leop. XXIV, 1853, I, S. 130.

Merkmales, der Bewegung, zu den Thieren gerechnet hatte. In dieser Auffassungsweise ist wohl auch eine der Ursachen zu suchen, dass später Hallier und seine Anhänger die Bakterien in directe ontogenetische Beziehungen zu den Schimmelpilzen bringen konnten. Diese letzteren Beziehungen wurden von de Bary, van Tieghem, Cohn, Burdon-Sanderson, Nägeli zurückgewiesen und damit die Auffassung wieder angebahnt, dass die Bakterien eine Pflanzen-Familie für sich bilden.

Unter den Forschern, welche daran festhielten, dass die Bakterien eine gesonderte Gruppe des Pflanzenreiches, gleichgiltig ob den Pilzen oder Algen näher stehend, bilden, machten sich dann zwei Richtungen bemerkbar. Die eine hielt daran fest, dass die Formen der Bakterien zugleich gute Artmerkmale bilden und eine Trennung der Bakterien in Arten und Gattungen nach der Form möglich ist. Die Auffassung von Ehrenberg, dass alle Bakterien, die geraden, welligen und schraubigen Fäden aus isodiametrischen Gliedern zusammengesetzt sind, bahnte die andere Richtung an, deren erster Vertreter Perty in sofern ist, als er zuerst bestimmt erklärte, dass die gerade oder schraubige Form der Kette nur von der Art des Verbandes der sphärischen oder ellipsoiden Einzelzellen herrührt. Sehr entschieden wurde die Auffassung, dass Arten im gewöhnlichen Sinne bei den Bakterien nicht vorkommen und im Bereiche derselben keine Rede von specifischen Fermenten sei, von H. Hoffmann[1]) vertreten.

---

[1]) Botanische Zeitung 1869, No. 15 bis 20.

II.

Unterscheidung zwischen naturhistorischen Arten, Formarten und physiologischen Arten. Unmöglichkeit nach einer Form Arten zu bestimmen. System von F. Cohn.

Von der ganzen bisherigen Betrachtungsweise wich zuerst Cohn[1]) ab. Seine Untersuchungen, welche er zum Theil in Verbindung mit Schröter[2]) unternommen hatte, führten ihn zu der Ansicht, „dass die Bakterien sich in ebenso gute und distincte Arten gliedern, wie andere niedere Pflanzen und Thiere." Bei dem Versuche der Abgrenzung solcher distincter Arten wurde Cohn durch die „ausserordentliche Kleinheit, das meist gesellige Zusammenwohnen verschiedener Species, sowie die Varabilität der Arten" sehr gehindert. Zwei Beobachtungen waren es, welche ihm trotzdem die Möglichkeit eröffneten, die Artabgrenzung nach morphologischen Gesichtspunkten durchzuführen. Dies war einmal die Thatsache, dass die von ihm untersuchten Bakterien in bestimmten Medien immer in bestimmter typisch wiederkehrender Form sich zeigten und dass ferner Eigenthümlichkeiten der Formen der Einzelindividuen durch das Zusammensein vieler Einzelindividuen deutlicher wurden. Bei dem Zusammenhang vieler Einzelzellen machten sich dann durchgreifende Unterschiede bemerkbar, indem einzelne Bakterien in unregelmässiger Weise Schleimfamilien bildeten, während andere in Ketten- oder Fadenform zusammen blieben.

Die Formen der Einzelzellen von Kugeln, Ellipsoiden, Kurzstäbchen, Langstäbchen, geraden oder gebogenen Stäbchen und Schrauben genügen allein nicht zur Bestimmung von Gattungen und Arten, aber ebensowenig genügt allein die Kenntniss der Verbindungsweise der Einzelindividuen zu Gallertmassen oder Fäden. Beide Momente müssen gleichmässig berücksichtigt werden und

[1]) Untersuchungen über Bakterien. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I. Heft, 2, 1872, 2. Abdruck 1881, S. 127.

[2]) Ueber einige durch Bakterien gebildete Pigmente, ibid. S. 109.

ausserdem hat Cohn nicht vergessen, darauf aufmerksam zu machen, dass jedes Einzelindividuum bei seiner Entwicklung zu der typisch wiederkehrenden Form kleine Formabweichungen durchmacht. Aber auch unter Berücksichtigung aller dieser Formmerkmale zusammen vermag Cohn noch keine naturhistorischen Species abzugrenzen, er kommt „nicht immer zu natürlichen, sondern höchstens zur Aufstellung von Formspecies“ und weiter muss er es sogar unentschieden lassen, in wie weit diese Formmerkmale „ursprünglich verschiedenen Arten zugehören, in wie weit sie von äusseren Umständen abhängig, in den Variationskreis einer Art fallen oder gar nur Entwicklungszustände des nämlichen Wesens sein können.“

Um bei den ungenügenden Hülfsmitteln bis zum Verwechseln ähnliche Formen und Formverbände auseinander zu halten, half sich Cohn damit, dass er derartige Bakterien interimistisch nach ihren Wirkungen in chromogene, zymogene und pathogene Arten unterschied. Die Aufstellung solcher physiologischer Arten geschah in der Erwartung, dass die weitere Forschung auch noch „morphologische Verschiedenheiten werde erkennen lassen, welche die Annahme primärer Artverschiedenheiten begründen.“

Nachdem Cohn alle diese Möglichkeiten in Rechnung gezogen hatte, verwahrte er sich sehr entschieden dagegen schon damals, „die Grenzen zwischen natürlichen Arten, Formspecies, physiologischen Arten oder Rassen festzustellen“ und erklärte, dass es noch nicht an der Zeit sei, „auf diese Fragen eine abschliessende Entscheidung zu geben“ und dass noch zu prüfen sei, „ob und welche dieser Formgattungen und Arten etwa im entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang stehen.“ Aber wie auch die Entscheidung ausfallen möge, „jedenfalls verhält sich, nach seiner Meinung, die Sache nicht so, dass ein und derselbe Bakterien-Keim, je nachdem er in Harn oder Wein geräth, diesen alkalisch, jenen fadenziehend macht, oder dass dieselbe Bakterie hier Buttersäure bilden, dort Milzbrand übertragen, hier einen rothen Fleck auf einer Kartoffel, dort Diphtherie in der Luftröhre eines Menschen hervorrufen kann.“

Die erste Gruppirung der Bakterien in Formgattungen wurde nun von Cohn in der bekannten, formell sich an Ehrenberg's

Gruppirung anschliessenden, aber sehr oft missverstandenen Weise durchgeführt.

Tribus I. Sphaerobakteria; Kugelbakterien.
Gattung 1: Mikrokokkus.
Tribus II. Mikrobakteria; Stäbchenbakterien.
Gattung 2: Bakterium.
Tribus III. Desmobakteria; Fadenbakterien.
Gattung 3: Bacillus.
Gattung 4: Vibrio.
Tribus IV. Spirobakteria; Schraubenbakterien.
Gattung 5: Spirillum,
Gattung 6: Spirochaete.

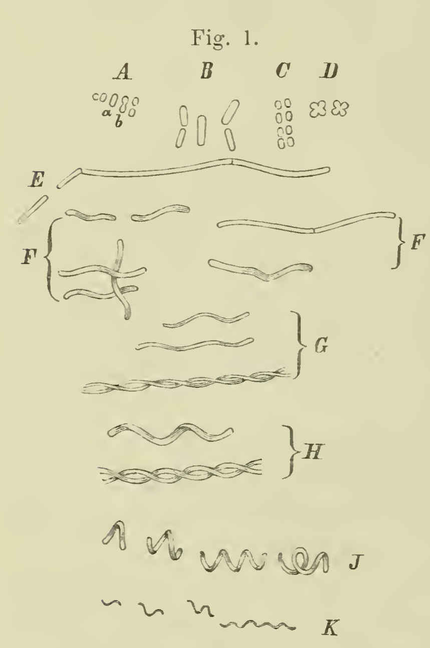
Die Namen Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus, Vibrio, Spirillum, Spirochaete bezeichnen bei Cohn nur Gattungen und keine Wuchsformen. Für Cohn ist ein Mikrokokkus nicht einfach eine kuglige oder ellipsoide Zelle, Bakterium ist kein Kurzstäbchen, Bacillus kein Langstäbchen. Von einer starren Form der Einzelzellen weiss Cohn nichts; er giebt ausdrücklich an, dass „vor der Theilung die Zellen sich erst in der Längsachse nahe auf das Doppelte ihrer normalen Länge strecken." Die Form der Einzelzelle muss sich demnach im Laufe der Ontogenese ändern, nur tritt in diesem mehr oder weniger beschränkten Entwicklungskreise eine Form immer typisch wieder auf und in diesem, aber auch nur in diesem Sinne nennt Cohn seine Formgattungen nach der charakteristischsten Form der Einzelindividuen.

Die Tribus Sphaerobakteria und Mikrobakteria sollen nach Cohn das gemeinsam haben, dass ihre Einzelindividuen sich zu Schleimfamilien vereinigen, im Gegensatz zu den beiden anderen Tribus, deren Einzelindividuen sich zu Fäden verbinden oder in Fäden auswachsen können.

Gleichgültig wie auch die Veränderungen durch die normale Entwicklung sind, so sind unter den Arten der Gattung Mikrokokkus die einen dadurch ausgezeichnet, dass die typisch wiederkehrende Form die einer Kugel ist, während sie bei anderen ein Ellipsoid, Fig. 1, C., sein kann. Zur Bestimmung der Gattung Mikrokokkus von Cohn gehört demnach die Kenntniss von zwei Wuchs-

formen, der Einzelzellen von kugliger oder ovaler Gestalt und der Verbindung der Einzelindividuen zu einer Zoogloea.

Bei der Gattung Bakterium kommen als typisch wiederkehrende Formen der Einzelindividuen je nach den Arten elliptische, kurzcylindrische und längere cylindrische Zellen vor; die Fig. 1 A zeigt z. B. bei a das kurzcylindrische, fast ellipsoide Stäbchen von Bakterium termo, während b die Form während der Theilung darstellt, durch welche zunächst kurze, ellipsoide Zellen gebildet werden; ausserdem finden sich aber auch kleine kuglige Zellen, welche wahrscheinlich in die Entwicklung derselben Form gehören; B zeigt die deutlichen Stäbchen von Bakterium lineola von Cohn. Eine scharfe Abgrenzung der Gattung Mikrokokkus von der Gattung Bakterium auf Grund der Formen der Einzelzellen vermochte Cohn nicht durchzuführen; es giebt keine Grenze zwischen ellipsoiden Mikrokokken und ellipsoiden Bakterien und ebenso können die stäbchenförmigen Bakterien „mit einzelnen Gliedern der Fadenbakterien“ leicht verwechselt werden. Die Berechtigung zur Aufstellung der Gattung Bakterium und die Möglichkeit ihrer Abgrenzung gegen die Gattung Mikrokokkus fand Cohn darin, dass die Bakterien im Gegensatze zu den unbeweglichen Mikrokokken zeitweilig lebhaft beweglich sind und ihre Zoogloea etwas anders aussieht; die Abgrenzung gegen die Bacillen wurde dadurch ermöglicht, dass die Bakterien keine Fäden, sondern eine Zoogloea bilden. Zur Gattung Bakterium von Cohn gehören also zwei Wuchsformen, die der Einzelzellen von



Nach Cohn. A Bakterium termo. B Bakterium lineola. C Tetrade (Sarcine) aus Blut. D von Ei. E Bacillus subtilis. F Vibrio rugula. G Vibrio s. Spirillum serpens. H. Spirillum volutans. J Spirillum undula. K Spirillum tenue.

ellipsoider oder stäbchenförmiger Gestalt und die Vereinigung der Einzelindividuen zu einer Zoogloea.

In Betreff der beiden letzten keine Zoogloea bildenden Tribus macht Cohn zunächst die allgemeine Angabe: „Die Zahl der zu einem Faden verbundenen Gliederzellen ist verschieden und hängt theils von der specifischen Natur, theils von äusseren Verhältnissen ab.“ Entgegen der Ansicht von Ehrenberg und Perty, dass alle Desmobakteria und Spirobakteria aus isodiametrischen oder kurz scheibenförmigen Gliedern bestehen, findet Cohn auch bei den grösseren Spirillen trotz Eintrocknen und Reagentien wie Jod und Alkohol eine derartige Stuctur nicht, „ohne aber die Möglichkeit in Abrede zu stellen, dass die fadenförmigen Bakterien aus solchen kurzen Gliedern bestehen.“ Er selbst beobachtete nur die nach den Arten verschieden langen, cylindrischen Stäbchen, z. B. Fig. 1, E, „in welche bei der Theilung die Fäden zerbrechen können.“ Es ist demnach bei Cohn gar keine Rede davon, dass jeder noch so lange Faden einzellig ist, sondern nur gesagt, dass auf der Höhe der Entwicklung Fäden, welche später in ihre Einzelglieder zerfallen, einen einheitlichen Eindruck machen können und es wurde von ihm nur direct die Ansicht zurückgewiesen, dass alle Bakterien trotz des heterogensten Habituseindruckes nichts weiter sein sollen als Verbände einer einzigen oder doch höchstens von zwei Wuchsformen, der isodiametrischen oder kurzcylindrischen Zellen.

Von den Fadenbakterien bestehen nun nach Cohn die Bacillen aus je nach der Art bald kürzeren, bald längeren „cylindrischen Gliedern, welche, wenn sie isolirt vorkommen, dem Bakterium lineola ähnlich sind, durch Quertheilung aber vermehrt, sich zu längeren oder kürzeren Ketten oder Fäden auseinanderreihen.“ Die Länge dieser Fäden hängt „von der Länge und der Zahl der zur Kette verbundenen Glieder“ ab. Im Gegensatze zu den Ketten von Kokken zeigen die Ketten der Bacillen, wie Fäden, äusserlich keinerlei Gliederung, sie sind „nicht an den Gelenken eingeschnürt.“ Von Bacillus subtilis, Fig. 1, E, sagt Cohn z. B. l. c. S. 175: „Die Fäden sind sehr dünn und zart, so dass die Grenze der Gliederungen nicht leicht erkannt wird; nur bei der Quertheilung und beim Lostrennen der Stücke überzeugt man sich, dass die einzelnen Glieder

in der Regel 6 Mikrom. lang sind; wir finden diese bald isolirt, und dann von denen des Bakterium lineola (Fig. 1, B.) schwer zu unterscheiden; gewöhnlich aber Doppelglieder von 12 Mikrom., oder zu dreien (dann 16 Mikrom. lang), und in längeren Reihen; ich habe Fäden von 26, 40, 66 und selbst von 132 Mikrom. Länge gemessen; letztere mögen vielleicht aus mehr als 20 Gliedern bestehen.“ Später gibt Cohn bei Gelegenheit einer anderen Untersuchung [1]) an: „Obwohl die Bacillusfäden selbst unter starken Vergrösserungen scheinbar ungegliedert sind, so ist dies in Wirklichkeit doch nicht der Fall; die einzelnen Glieder, aus denen die Fäden bestehen, sind etwa viermal so lang als breit.“ Abgesehen davon, dass Cohn auch bei den Bacillen die durch die normale Entwicklung bedingten Formabweichungen ausdrücklich anführt, gehörten auch, wenn man nur die typischen Formen berücksichtigt, zur Charakteristik der Gattung Bacillus zwei Wuchsformen, die nach den Arten wechselnden Einzelstäbchen und die Verbindung derselben zu Fäden.

Die Gattung Vibrio bildet nach Cohn wellenförmig gebogene Fäden, deren Einzelzellen dadurch von den Einzelindividuen der Bacillen unterschieden sein sollen, dass sie eine deutliche Bogenkrümmung besitzen. Es könnte hiernach scheinen, als habe Cohn unter den Einzelgliedern der Vibrionen einfach gekrümmte Stäbchen verstanden. Seine weiteren Ausführungen machen diesen Schluss aber wieder etwas fraglich. Wenn auch die Bewegung der Einzelindividuen den „Eindruck eines in Bewegung gesetzten Centrumbohrers“ macht, so sollen doch die „formbeständigen Wellenbiegungen der Fäden bei der Rotation den Anschein der Schlängelung hervorrufen“; ferner erblickt Cohn in den Vibrionen „den Uebergang zu den Schraubenbakterien oder Spirillen.“ Fasst man diese Momente zusammen ins Auge, so müsste man auf jeden Fall richtiger die Einzelzelle des Vibrio als ein schraubiges Stäbchen auffassen und die Fäden der Vibrionen als flach ausgezogene Schrauben und nicht als einfach wellig gebogene Fäden. Der nicht schraffirte Faden von Vibrio Rugula, z. B. Fig. 1, F, ist scheinbar nicht anders gebogen als der wellig gebogene Faden des Bacillus subtilis, E; die schraffirten

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II. Heft, 2, S. 264.

Fadenstücke bei F zeigen aber wesentliche Differenzen, wie sie durch Schraffirung angedeutet sind. Während vor Cohn, zum Begriffe der Bacillen gerade aber starre Fäden gehörten, rechnet Cohn Fäden zu den Bacillen, welche gerade und starr, aber auch solche, welche, wie Fig. 1, E, gerade und biegsam sind, während er im Gegensatze zu den frühren Autoren den Vibrionen keine wellenförmig biegsamen, sondern wellenförmig starre Fäden zuspricht.

Cohn vermochte selbst keinen genügenden Unterschied zu machen zwischen dem wellenförmig gebogenen starren Faden eines Vibrio und einer ächten Schraube und ist unsicher, ob man den Vibrio serpens, Fig. 1, G, nicht „sogar vielleicht besser“ zu den ächten Schraubenbakterien rechnen müsse, was durch die umeinander gewundenen Fäden besonders gut illustrirt wird.

Nur in dem einen Punkte ist Cohn auch für die Gattung Vibrio sehr entschieden, dass zu diesem Gattungsbegriffe neben der Wuchsform des bogig oder richtiger schraubig gekrümmten Stäbchens auch die Wuchsform der wellenförmig gebogenen oder richtiger schraubigen Fäden, also zwei Formmerkmale erforderlich sind.

Darüber aber lässt er wieder im Ungewissen, ob bei seinen ächten Spirobakteria zwei Wuchsformen nöthig sind oder ob bei diesen die eine Form der Schraube zur Gattungsbestimmung genügt. Bisweilen spricht Cohn auch bei den Schraubenbakterien von Fäden, scheint also die Schraube mit den Fäden von Vibrionen und Bacillen in Parallele zu stellen und gibt zum Beispiele als Unterschied gegen die Vibrionen „die dichter und enger gewundene, regelmässige formbeständige Schraube des Fadens“ an. Auf der anderen Seite sind aber seine Angaben über eine Zusammensetzung der Schraube resp. des schraubigen Fadens aus Einzelindividuen oder Gliedern ungenügend und ohne Uebereinstimmung. Für Spirillum tenue, Fig. 1, K, giebt er an: „der Faden zeigt mindestens $1^1/_2$ Windung und ist dann einem Häkchen oder *s* ähnlich“, ohne dass man aber sicher ist, ob er diese *s*-Form als kleinstes Einzelglied auffasst und den Einzelzellen der Bacillen oder Vibrionen gleichwerthig hält oder ob er sie als wirklichen Faden betrachtet. Umgekehrt giebt er für Spirillum undula, Fig. 1, J, an, dass sich gewöhnlich „Glieder von nur einer

halben oder einer ganzen, selten von $1^{1}/_{2}$ bis 2, ja 3 Spiralwindungen" finden; hier scheint kein Zweifel zu sein, dass er die Glieder mit den Gliedern von Vibrionen und Bacillen gleichwerthig hält, dagegen ist es wieder ganz unklar, ob er die Glieder mit 3 Spiralwindungen auch als Glieder, d. h. als einzellig betrachtet oder ob er sie als Fäden auffasst, d. h. als zusammengesetzt aus den kürzeren Gliedern. Auch für Spirillum volutans, Fig. 1, H, giebt er nach dieser Richtung gar nichts Bestimmtes und nennt nur die Zahl der Windungen und erklärt sehr bestimmt, dass er die von Ehrenberg angenommene Gliederung trotz aller Bemühungen nicht habe finden können. Im Allgemeinen haben wohl Anhänger und Gegner von Cohn aus seinen Angaben herausgelesen, dass er mehr geneigt ist, nicht nur die kurzen Schraubenstücke, sondern auch die längsten Schrauben wegen ihres einheitlichen Eindruckes als Glieder, d. h. als einzellig und nicht als Fäden, d. h. als zusammengesetzt, aufzufassen. Nur darauf muss man achten, dass Cohn selbst die Formabweichungen, welche durch die Entwicklungs- und Theilungsvorgänge bedingt sind, berücksichtigt hat, soweit er diesen normalen Entwicklungskreis von den kleineren zu den grösseren Formen und den Zerfall der grösseren in die kleineren beobachtet hatte und kannte. Die Arten glaubte Cohn auf Grund des Gesammthabitus der Schrauben, Fig. 1, G, H, J, K, natürlich nur als Formarten, abgrenzen zu können; die Formgenera schied er dadurch, dass er unter Spirochaete Formen mit flexiler und langer, enggewundener Schraube, unter Spirillum Formen mit starrer, kürzerer und weitläufiger Schraube verstand.

Eins geht wohl aus Cohn's Darstellung sicher hervor, dass Formmerkmale recht ungenügend sein können, wenn man an der Grenze des Sichtbaren steht. Auch Cohn konnte trotz seiner scheinbar so leichten und sicheren Unterschiede zwischen Vibrio, Spirillum und Spirochaete diese Gattungen nicht einwandsfrei trennen und ist über die Stellung einzelner Formarten zu diesen Gattungen durchaus unsicher.

Er verfiel ähnlichen Unsicherheiten, wie er sie selbst bei Ehrenberg und Dujardin vermerkte, er verschob die Schwierigkeiten, aber er hob sie nicht ganz auf. Aber trotz derartiger Schwächen ist der Fortschritt durch Cohn's grundlegende Arbeit ein ganz

enormer. Er zuerst machte scharfe Unterschiede zwischen naturhistorischen Arten und Formarten, er verlangte zuerst zur Art- und Gattungsbestimmung die Berücksichtigung aller zugänglichen Formmerkmale und wies die Auffassung zurück, dass man mit einer Form allein Formarten, geschweige denn naturhistorische Arten unterscheiden könne. Weiter zeigte er die Wege an, wie man sich provisorisch helfen kann um das Material zu sichten, um etwas festeren Boden für die fernere Forschung zu gewinnen. Er machte es deutlich, dass physiologische Merkmale und experimentelle Forschung den Mangel morphologischer Kriterien für die morphologische Seite der Forschung nicht zu ersetzen vermögen und die Forschung nach dieser Richtung das Wichtigste noch zu thun habe.

Im Laufe der nächsten Jahre, nachdem er inzwischen die Fructification der Bacillen morphologisch vollständig erkannt hatte, kam er auf Grund vergleichender Untersuchungen über die Entwicklung der Formen und über die Wirkungen von Bakterium termo und Bacillus subtilis [1]) zu der etwas modificirten und präcisirten Auffassung, dass seine G a t t u n g e n (Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus, Vibrio, Spirillum, Spirochäte) n a t ü r l i c h e u n d n i c h t b l o s s e F o r m g a t t u n g e n sind, während die Arten dieser Gattungen nur provisorische und wesentlich Formarten und nur zum Theil wirklich natürliche Arten sind. Die Gattungen Bakterium und Bacillus können „höchstens in ihren ersten Entwicklungszuständen verwechselt werden", sind aber „durch ihre g e s a m m t e E n t w i c k e l u n g s g e s c h i c h t e, durch ihr Verhalten gegen höhere Temperaturen und andere Lebensbedingungen, sowie durch ihre Fermentwirkung" durchaus verschieden. „Unsere Untersuchungen, meint C o h n, geben neue Stütze dem Satze, den ich als den Angelpunkt für die wissenschaftliche Erkenntniss der Bakterien und ihre chemischen und pathogenen Fermentwirkungen überhaupt betrachte, d a s s e s g a n z v e r s c h i e d e n e G a t t u n g e n d i e s e r O r g a n i s m e n g i e b t, w e l c h e i m m e r n u r a u s K e i m e n g l e i c h e r A r t h e r v o r g e h e n u n d d u r c h v e r s c h i e d e n e E n t w i c k e l u n g, verschiedene biologische Bedingungen und Fermentthätigkeiten sich scharf und constant unterscheiden."

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II, 2. Heft 1876. S. 274.

III.

Negation des Speciesbegriffes. Gehören alle Bakterien zu einer Art oder Gattung? Sind die Formen nur Anpassungserscheinungen?

Im Gegensatze zu diesen Anschauungen entwickelte Ray-Lankester[1]) 1873 von Neuem die Ansicht, dass alle Bakterienformen genetisch zu einander gehören und alle Bakterien trotz des verschiedenen Habituseindruckes von Kugeln, Stäbchen, Schrauben, Fäden etc. in eine einzige naturhistorische Art oder Gattung zu vereinigen sind. Bei der Untersuchung einer Bakterienart, welche er Bakterium rubescens nannte und die später von Cohn mit seiner Clathrocystis roseo-persicina für identisch gehalten wurde, erklärte Lankester die genetische Zusammengehörigkeit von kugligen, bisquitförmigen Zellen, Stäbchen, Schrauben, monasartigen Formen deshalb, weil alle diese Formen einen eigenthümlichen, Bakterio-Purpurin genannten Farbstoff enthielten.

An sich stehen diese Beobachtungen nicht im Gegensatze zu den Ausführungen von Cohn, sondern würden dessen Ansicht nur erweitert haben durch den Nachweis, dass einzelne Bakterien einen weiteren Formenkreis durchlaufen können, als Cohn ihn selbst gefunden hatte. Nach dieser Richtung wurden die Angaben von Lankester aber von den Anhängern von Cohn und von diesem selbst nicht genügend geprüft, sondern meist und voreilig als unrichtig bezeichnet. Auf der anderen Seite machte aber Lankester den noch viel grösseren Fehler aus dieser einzigen Beobachtung, deren Lücken noch dazu erst später ausgefüllt wurden, für alle Bakterien die Uebergangsfähigkeit aller Formen zu folgern, trotzdem für andere Arten und Formen charakteristische Merkmale, wie sie ein gut gekennzeichneter Farbstoff liefert, nicht vorhanden waren.

Aehnlich ist die Ansicht, welche Billroth[2]) bald nach

---

[1]) On a peach-coloured Bacterium. Quart. Journal of microscopical science, 1873, Ser. II, Vol. 13; ibid. 1876, S. 27 und S. 278.

[2]) Untersuchungen über die Vegetationsformen von Coccobacteria septica, 1874.

Lankester entwickelte, indem er in dem Auftreten verschiedener Formen wesentlich eine Abhängigkeit vom Substrate sah. Auch Warming[1]) schloss sich 1875 der Ansicht von Lankester und Billroth an und meinte, dass die verschiedenen Gattungen der Bakterien nicht haltbar sein werden und dass vielleicht nur eine einzige Gattung Bakterium mit nach dem Substrate wechselnden Entwicklungsstadien anzunehmen sei. Ebenso spricht sich Klebs[2]) über die Uebergangsfähigkeit der einen Form in eine andere aus, da alle Formen nur Entwicklungsstadien ein und desselben Organismus darstellen sollen, mit der Reserve allerdings, „dass es gewisse Formen pathogener Schizomyceten giebt, welche vorzugsweise als Stäbchen, andere, die vorzugsweise als Kugelbakterien auftreten.“

Diese gegen Cohn gerichteten Ansichten sind wesentlich darauf basirt, dass in Bakteriengemischen sich alle möglichen Formen von Einzelzellen, oft scheinbar als directe Uebergangsformen vorfinden, und finden ihre methodische Begründung wesentlich in dem negativen Merkmale, dass es den betreffenden Autoren nicht gelingen wollte, aus derartigen Gemischen sicher bestimmte Arten oder Formarten zu isoliren. Nur Lankester versuchte die Zusammengehörigkeit der Formen durch ein scharfes, physiologisch-chemisches Merkmal direct zu erweisen. Im Gegensatze zu der Forderung von Cohn alle Formmerkmale zu berücksichtigen, wurde in diesen Arbeiten die Form der Einzelzellen einseitig herausgegriffen, und hierin liegt schon der Beginn der späteren Confusion, welche daraus entstand, dass Cohn's Gattungsnamen, Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus etc. ohne dass dieser geänderte Sinn besonders vermerkt wurde, als einfache Bezeichnungen für bestimmte Formen von Einzelzellen gebraucht wurden.

Man fing an mit Mikrokokkus nicht mehr eine Gattung mit mehreren Formmerkmalen zu bezeichnen, sondern verstand darunter eine kuglige oder ellipsoide Zelle. Die Gattungsbezeichnung Bakterium

---

[1]) Om nogle ved Danmarks kyster levende Bacterier. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjobenhavn, 1875, S. 307, citirt nach einem Referate von Schröter im Botanischen Jahresbericht.

[2]) Archiv für experimentelle Pathologie, 1875, Bd. 4.

diente Vielen von jetzt ab zur Bezeichngng eines Kurzstäbchens, Bacillus bezeichnete einfach ein Langstäbchen. Hiermit wurde aber eine einseitige Auffassung angebahnt, welche Cohn selbst wiederholt zurückgewiesen hatte und vieles, was später aus mangelnder Kenntniss der Argumente von Cohn gegen ihn angeführt wurde, bewies nur die Richtigkeit seiner vorsichtigen Fassung, welche die Unmöglichkeit oder Schwierigkeit dargelegt hatte, die Formen der Einzelzellen der verschiedenen Gattungen scharf gegeneinander abzugrenzen.

Während Cohn deshalb seine Gattungsbezeichnungen nach dem Usus der Morphologie von besonders charakteristischen, nie fehlenden Merkmalen hernahm, bildeten sich jetzt auch Bezeichnungen aus, bei denen die Gattungsbezeichnung womöglich ganz überflüssigerweise alle Formen umfassen sollte; so sprach Billroth von einer Kokkobakteria und Biedert[1]) neuerdings von einem Kokkobacillus. Wenn man in dieser Weise fortfahren wollte, müsste man schliesslich eine Beggiatoa umtaufen in eine „Kokko-Bakterio-Bacillo-Vibrio-Spirillo-Spirochaete-Spirulina". Ich hoffe, dass diese ungeheuerliche Wortbildung, welche höchstens im Bereiche der Wortbildung der modernen organischen Chemie als harmlos kurze Bezeichnung gelten könnte, welche aber ebenso correct gebildet ist wie die Worte Kokkobakteria oder Kokkobacillus, den in der Entstehung begriffenen Gegensatz gegen die klare morphologische Auffassung von Cohn recht deutlich macht.

Durch die Experimente von Pasteur, durch die Beobachtungen von Cohn und Schröter, durch einzelne Angaben von Lankester und Klebs war die Möglichkeit gezeigt, auch bei den Bakterien einen einwandsfreien Ausgangspunkt zu finden, um bestimmte Arten oder Formen von anderen zu trennen und von solchen reinen, isolirten Formen ausgehend zu ermitteln, welche Formen in den Entwicklungskreis einer Art gehören. Nägeli[2]) erklärte demgegenüber: „Spaltpilze gestatten mit Sicherheit keine Reinkultur, theils wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit, theils wegen ihrer allgemeinen Verbreitung im Wasser und in der Luft". Mit dieser Erklärung

---

[1]) Virchow's Archiv, Bd. 100, 1885, S. 439.

[2]) Nägeli und Schwendener. Das Mikroskop, 2. Aufl., 1877, S. 644

verzichtete Nägeli von vornherein auf einen zuverlässigen Ausgangspunkt und auf eine rein sachliche Kritik.

Bei so eigenthümlicher Sachlage musste das Erscheinen des bekannten Werkes von Nägeli[1]) von Einfluss auf das Urtheil über die Morphologie und Biologie der Bakterien werden. Der Mangel jeder historischen Angabe, die Sicherheit, mit der die „vorläufigen Sätze“ und der Inhalt des Werkes selbst vorgetragen wurden, erweckten vielfach den Anschein, als handele es sich um positive Thatsachen, durch welche die schwierigsten Probleme des Gebietes mit einem Schlage klar gestellt wurden.

Nägeli hat nicht, wie man ihm oft vorwarf, geleugnet, dass es unter den Bakterien möglicherweise Arten geben könne, er hat nicht behauptet, dass alle Bakterien in eine einzige Art zusammengefasst werden müssten; er hat, wenn auch mit grosser Reserve zugegeben. dass es specifische Differenzen unter den Bakterien giebt. Aber er leugnete in sehr entschiedener Weise die Möglichkeit, auf dem von Cohn betretenen Wege der Klärung zur Abgrenzung von Arten zu kommen und beanstandete damit gerade den Theil der Anschauungen von Cohn, der allein geeignet war, der Pathologie, Physiologie und Hygiene zu einem sicheren Ausgangspunkte zu verhelfen. Der Arzt will in erster Linie wissen, ob bei einer Krankheit beobachtete Mikroorganismen diagnostisch und differentialdiagnostisch verwerthbar sind. In diesem Sinne ist z. B. die Entdeckung der Milzbrandbacillen für die Diagnose dieser Krankheit auch von Solchen verwerthet worden, welche nicht an die ätiologischen Beziehungen „glauben“, und die kleinen Formabweichungen dieser Bacillen von denen des malignen Oedems geben ein werthvolles Mittel zur Differentialdiagnose beider Krankheiten, welche früher oft mit einander verwechselt wurden. In diesem Sinne ist der Nachweis der Tuberkelbacillen fast schon Gemeingut der praktischen Aerzte geworden und wird auch in den Laboratorien von Pathologen geübt, welche die ätiologischen Beziehungen zur Tuberculose noch als offne Frage

[1]) Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten und der Gesundheitspflege, 1877.

behandeln. In diesem Sinne ist der Nachweis der Spirochaeten bei Recurrensfieber längst verwerthet.

Gerade diese Frage war aber erst durch die strengeren Formabgrenzungen, wie sie Cohn begründet hatte, einer Lösung entgegengeführt worden. Diese Frage ist praktisch für den Mikroskopiker in erster Linie eine Frage der Formeigenthümlichkeit und der Constanz derartiger Formeigenthümlichkeiten, weil nachgewiesener Maassen unter bestimmten, typischen Verhältnissen, wie sie bestimmte, typische, pathologische Zustände bieten, bestimmte und deshalb typische Formen immer wiederkehren, ganz gleichgültig, ob in der Entwicklung zu dieser bestimmten Form ein enger oder weiter Formenkreis durchlaufen wird.

Die positive Beantwortung der Frage in diesem Sinne setzt aber voraus, dass die verschiedenen Formen, mögen sie auch noch so ähnlich sein, nicht beliebig in einander übergehen können, dass sie nicht schlechthin veränderlich sind, sondern dass die Verschiedenheit der überhaupt zur Beobachtung kommenden Formen zum Theil wenigstens in primären Artunterschieden begründet ist. In diesem Sinne ist von Cohn, Koch und ihren Schülern wiederholt auf die Differenzen in der Form der Einzelzellen hingewiesen worden, als auf ein zur Artbestimmung werthvolles, allein allerdings nur sehr selten genügendes Formmerkmal.

Die zweite den Arzt interessirende Frage ist die, ob bestimmte Mikroorganismen, welche unter bestimmten Bedingungen in bestimmter Form auftreten, auch die Ursache dieser Krankheit sind. In dieser allgemeinen ätiologischen Hinsicht ist die moderne Pathologie, dank besonders den Arbeiten von Virchow, sehr liberal. Sie verlangt nur, dass specifische Wirkungen, wie sie uns in den Infectionskrankheiten entgegen treten, durch entsprechend specifische, typische Ursachen bedingt sein müssen, dass das Causalitätsprincip auch auf diesem Gebiete zur Anwendung komme. Diese Forderung ist aber schon zu einer Zeit gestellt worden, als die Lehre von den organisirten Krankheitserregern sich noch nicht Bahn gebrochen hatte, zu einer Zeit also, als man sich im Allgemeinen die Krankheitsursachen noch gar nicht organisirt dachte, von einem Speciesbegriffe mithin überhaupt noch keine Rede sein konnte. Die Ansicht, dass die speci-

fischen organischen Erreger der specifischen Krankheiten die Constanz der naturhistorischen Species haben müsse, verlangt die Pathologie im Princip nicht, sondern nur dass Ursache und Wirkung sich überhaupt decken. Die von Nägeli als vorhanden supponirte und zurückgewiesene Ansicht, dass „die Krankheiten keine Species im naturhistorischen Sinne“ sind, ist von der naturwissenschaftlichen Schule, in der Pathologie, welche 1877 allein in Frage kommen konnte, nie aufgestellt, wohl aber oft mit Entschiedenheit zurückgewiesen worden, wie ich bereits früher einmal [1]) gegen Nägeli geltend machen musste.

In ganz derselben Lage befindet sich die Physiologie. Pasteur hatte schon lange [2]) für die Fermentationen die Existenz specifischer Hefen postulirt, ohne aber etwa nur an naturhistorische Arten zu denken, oder gar die Producte der Alkohol-, Buttersäure- oder Milchsäuregährung als Species zu erklären.

Gestützt auf Beobachtungen in Bakteriengemischen und unter principiellem Verzicht auf den Ausgang von Reinkulturen fand Nägeli keine Nöthigung „auch nur zur Trennung in zwei specifisch verschiedene Formen.“ Seine Auffassung geht vielmehr dahin: „Alle Spaltpilze sind kurze Zellen (vor der Theilung etwa $1^1/_2$, nach derselben $^3/_4$ so lang als breit), alle zeigen sich bald schwärmend, bald ruhend; die Verschiedenheiten bestehen bloss in der ungleichen Grösse und darin, dass die Zellen sich nach der Theilung von einander lostrennen oder dass sie zu Stäbchen und Fäden verbunden bleiben, welche bald gerade, bald mehr oder weniger schraubenförmig gewunden sind.“ „Alle dickeren Stäbchen und Fäden (oft selbst die dünneren) erscheinen bei Behandlung mit verschiedenen chemischen Reagentien (namentlich mit Jodtinctur, auch beim Austrocknen) bald torulos (wodurch die Gliederung nur angedeutet wird), bald deutlich kurzgliederig.“ Die Fig. 2 illustrirt diese Auffassung von Nägeli, welche an Einfachheit nichts zu wünschen

Fig. 2.

[1]) Deutsche militärärztliche Zeitschrift, 1882, No. 3.

[2]) Comptes rendus, 1858, Bd. 47, S. 224.

übrig lässt und mit den Angaben und Zeichnungen, welche Ehrenberg bereits 1838 und Perty 1852 gegeben haben, fast ganz übereinstimmt.

Während Cohn bei Beachtung aller morphologischen und physiologischen Merkmale angenommen hatte, dass die verschiedenen Arten verschiedene Funktionen ausüben, und dass man deshalb in den Fällen, in denen die morphologischen Merkmale nicht zur Unterscheidung naturhistorischer Arten oder doch von Formarten ausreichen, wenigstens physiologische Arten annehmen könne, giebt Nägeli an, er habe „von jeher bei der nämlichen Zersetzung oft einen ziemlich weiten Formenkreis der anwesenden Spaltpilze oder mit anderen Worten ein Gemenge von mehreren Formen, die man gewöhnlich specifisch oder selbst generisch trennt, beobachtet, anderseits bei ganz verschiedenen Zersetzungen dem Anschein nach durchaus die gleichen Spaltpilze gefunden. Diese Thatsache ist der Behauptung, dass jeder Zersetzung eine specifische Pilzform zukomme, durchaus ungünstig.“ Nägeli ist deshalb ferner der Ansicht, dass die „morphologischen Eigenschaften der Spaltpilze und ihr Vermögen, verschiedene Zersetzungen zu bewirken, eine generische und specifische Unterscheidung nicht rechtfertigen“ und „dass die Spaltpilze sich nicht nach ihren Hefewirkungen und ihrer Formbildung specifisch gliedern.“ Auf der anderen Seite nimmt er aber an, dass, wenn auch die Möglichkeit vorliege „alle Formen in eine einzige Species zu vereinigen“ die grössere Wahrscheinlichkeit vorhanden sei, „dass es einige wenige Arten giebt, die aber mit den jetzigen Gattungen und Arten wenig gemein haben und von denen jede einen bestimmten aber ziemlich weiten Formenkreis durchläuft.“

Die Beobachtung, dass unter bestimmten Verhältnissen bestimmte Formen auffallend regelmässig wiederkehren deutete er, wie vor ihm bereits Lankester, Billroth und Warming, als eine Anpassungserscheinung, indem er jeder Species das Vermögen zuschrieb „sich ungleichen äusseren Verhältnissen anzupassen, und demgemäss in verschiedenen morphologisch und physiologisch eigenthümlichen Formen aufzutreten.“ „Ich halte es für denkbar, führt er in dieser Hinsicht weiter an, dass die Spaltpilze durch den Umstand, dass sie während vieler Generationen die gleichen Nährstoffe

aufnehmen und die gleiche Gährwirkung ausüben oder auch keine Gährung zu vollbringen Gelegenheit finden, einen mehr oder weniger ausgesprochenen Character der Anpassung erhalten, — dass sie morphologisch irgend eine bestimmte Form (Mikrokokkus, Bakterium etc.) bevorzugen, und dass sie auch physiologisch für die eine oder die andere Zersetzung tauglicher werden. Es werden sich also Formen von ungleich starkem Gepräge und ungleicher Constanz ausbilden, die den verschiedenen äusseren Bedingungen entsprechen." Auf diese Weise kommt Nägeli zu der Ansicht: „Jede Species der Spaltpilze tritt in mehreren morphologisch und physiologisch verschiedenen Formen auf, welche durch die äusseren Verhältnisse rasch oder langsam ineinander umgewandelt werden, wobei die frühere Hefenwirksamkeit verloren geht und eine andere erworben wird."

Auch für die krankheitserregenden Bakterien findet Nägeli, dass sie „nicht specifisch verschieden, sondern Formen einer oder einiger weniger Species sind." Viele Beobachtungen über die Ursachen und die Verbreitung von Infectionskrankheiten, über das Gehen und Verschwinden einzelner Krankheiten, das Auftreten ganz neuer Seuchen machen ihm „die Annahme, es seien die Infectionspilze der verschiedenen Krankheiten Species im naturgeschichtlichen Sinne, nicht wohl möglich."

Diese Ansichten über eine fast schrankenlose Anpassungsfähigkeit der Formen an geänderte Aussenbedingungen und über den hiermit Hand in Hand gehenden Wechsel der Funktion, finden schliesslich noch eine Zusammenfassung in folgenden Worten: „Wenn meine Ansicht über die Natur der Spaltpilze richtig ist, so nimmt die gleiche Species im Laufe der Generationen abwechselnd verschiedene morphologisch und physiologisch ungleiche Formen an, welche im Laufe von Jahren und Jahrzehnten bald die Säuerung der Milch, bald die Buttersäurebildung im Sauerkraut, bald das Langwerden des Weines, bald die Fäulnisse der Eiweisstoffe, bald die Zersetzung des Harnstoffs, bald die Rothfärbung stärkemehlhaltiger Nahrungsmittel bewirken, und bald Diphtherie, bald Typhus, bald recurrirendes Fieber, bald Cholera, bald Wechselfieber erzeugen."

IV.

Controverse über den Speciesbegriff und die Bedeutung der Form für die Artbestimmung.

Die Form, in welcher Nägeli seine Ansichten vortrug, ist wohl von Allen als eine entschiedene Stellungnahme gegen die Ansichten von Cohn aufgefasst worden und doch ist dies inhaltlich durchaus nicht ganz richtig. Das meiste, was Nägeli gegen Cohn auszusprechen glaubte, betrifft überhaupt gar nicht dessen Ansichten, sondern wendet sich vielmehr gegen die längst widerlegten älteren Anschauungen. Was Nägeli in erster Linie in Abrede stellte, war die Berechtigung die Cohn'schen Arten als ächte naturhistorische Species und seine Gattungen als natürliche zu bezeichnen. Diesen Punkt hatte aber Cohn bereits vor Nägeli unendlich viel sorgfältiger erörtert und so klar gestellt, dass es mir ganz unbegreiflich ist, wie man hierin eine Widerlegung von Cohn erblicken konnte, da Nägeli im Princip nur dasselbe, aber mit anderer und viel weniger sachlicher und gründlicher Motivirung vorbrachte. Dass sich die Anhänger der Anschauungen von Cohn der Unterschiede zwischen Species im naturhistorischen Sinne und specifischen Differenzen, wie sie Cohn bereits 1872 ausgesprochen hatte, bewusst geblieben sind, geht beispielsweise daraus hervor, dass Koch[1]) 1881 erklärte, „dass alle diejenigen Bakterien, welche auf demselben Nährboden und unter übrigens gleichen Verhältnissen durch mehrere Umzüchtungen oder sogen. Generationen ihre Eigenschaften, durch welche sie sich von einander scheiden, unverändert beibehalten, auch als verschieden anzusehen sind, mag man sie nun als Arten, Varietäten, Formen, oder wie man sonst will, bezeichnen."

Während Cohn seine Formgattungen und Formarten unter Berücksichtigung aller ihm bekannten Formmerkmale abzugrenzen versuchte und nur den Schraubenformen eine etwas grössere Bedeutung beilegte, im Allgemeinen sich aber dagegen erklärte, dass man aus

---

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, I, 1881, S. 31.

der Form der Einzelzellen weitgehende Schlüsse ziehen dürfe, ist bei Nägeli nur von den letzteren die Rede. Indem Nägeli aus dem Nebeneinandervorkommen aller möglichen Formen auch die Uebergangsfähigkeit aller Formen ineinander theoretisch construirte, begünstigt durch die Annahme der geschilderten, aber niemals nachgewiesenen Zusammensetzung aller Bakterienformen aus isodiametrischen Gliedern, ignorirte er die Motive von Cohn vollständig, der nichts weiter behauptet hatte, als dass, unbekümmert um die Formabweichungen bei der normalen Entwickelung und unbekümmert ob ein kleiner Formenkreis durchlaufen wird und bei der Ontogenese mehrere Formen auftreten können, eine bestimmte Form der Einzelzellen typisch wiederkehrt. Dass eine derartige Formconstanz vorkommt giebt auch Nägeli zwischen den Zeilen zu, wenn er von „morphologisch und physiologisch eigenthümlichen Formen“ als einem Anpassungsvorgange spricht.

Betrachtet man die Controverse von diesem sachlichen Standpunkte, so sind die principiellen Differenzen zwischen Cohn und Nägeli nicht so schroff, wie sie nach der Darstellung von Nägeli Jedem erscheinen müssen. Während Cohn auf Grund seiner ausgedehnten Beobachtungen den zu einer Gattung und Art gehörigen Formenkreis relativ eng zog, unter ausdrücklicher Zurückweisung eines wirklichen Monomorphismus, hat Nägeli unter Verzicht auf einen einwandsfreien Ausgangspunkt den Formenkreis der Species willkürlicher und im Princip weiter gezogen. Cohn kennt vorwiegend relativ einförmige, aber nicht wirklich monomorphe, Nägeli dagegen nur pleomorphe Arten. Cohn hielt die Summe der morphologischen und biologischen Eigenschaften für verhältnissmässig constant, zum mindesten zur provisorischen Trennung in Formarten und physiologischen Arten genügend, während Nägeli alle Merkmale ausdrücklich als schlechthin veränderlich und deshalb als ungenügend zur Bestimmung naturhistorischer Species auffasste.

Die nächste Folge der Darstellung von Nägeli war nun die, dass die schon eingeleitete Confussion definitiv Platz griff, in einer Weise, welche jetzt noch herrscht und in unserer Tageslitteratur jeden Augenblick zur Erscheinung kommt. Die Anhänger von Nägeli waren im Allgemeinen consequenter als die von Cohn,

indem sie die Gattungsnamen von Cohn, wie Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus etc., allerdings ohne diese Aenderung anzugeben, nur noch als Bezeichnungen von Formen in dem früher schon erwähnten Sinne gebrauchten, während manche Anhänger von Cohn, durch die Bestimmtheit dieser Angaben verleitet zum Theil ebenso verfuhren, während andere an der Motivirung von Cohn stricte festgehalten haben und die Namen nicht für einzelne Formen, sondern für Gattungen anwendeten.

Auf diese Weise war es nicht zu vermeiden, dass mancher Forscher, der nur Ergänzungen und Berichtigungen zu Cohn's Argumenten brachte unter Bestätigung des Cardinalpunktes seiner Ausführungen, Cohn's Ansichten zu widerlegen meinte, während andere Forscher Cohn ganz besonders gut zu vertheidigen glaubten, wenn sie eine extreme Formconstanz aufstellten.

V.

Stellung der Aufgabe. Giebt es monomorphe, relativ einförmige und entschieden pleomorphe Arten unter den Bakterien? Erweiterung des Begriffes Bakterien.

Die Aufgaben, welche durch die weitere Forschung zu lösen waren, sind durch die Controverse zwischen Cohn und Nägeli schon genügend angedeutet. Ich will die wichtigsten der zu lösenden Fragen der Mittheilung der Thatsachen vorausschicken, weil eine genügende Präcisirung bis jetzt noch nicht gegeben ist und das Verständniss für den Werth der einzelnen Ermittelungen durch eine scharfe Fragestellung erleichtert wird.

A. Die Art unter nicht geänderten Aussenbedingungen.

1. Welche Formen gehören in den normalen Entwickelungskreis einer Art unter den Verhältnissen des spontanen Vorkommens? Ist die Art nach der Zahl der auftretenden Formen als monomorph, als relativ einförmig oder als entschieden pleomorph zu bezeichnen?

2. Welche Form stellt das vegetative Stadium dar, welche Form ist demnach die für eine bestimmte Zersetzung oder Krankheit typische oder giebt es keine derartige Form? Welche Veränderung erfährt die vegetative Form durch die normalen Theilungsvorgänge?
3. Wenn successive verschiedene Formen auftreten, hängen dieselben mit der Veränderung des Nährbodens derart zusammen, dass nach dem vegetativen Stadium, sich besondere Ruheformen, Erschöpfungsformen oder Dauerformen bilden? oder vermögen vielleicht gerade umgekehrt die verschiedenen Formen des Formcyklus einer Art ganz verschiedene Zersetzungen oder Krankheiten zu bewirken? Ist demnach das Auftreten verschiedener Formen die Ursache verschiedener physiologischer Wirkungen oder nicht nur einfach ein Zeichen, dass ein bestimmtes Stadium gerade vorhanden ist?

B. Die Art unter geänderten Aussenbedingungen.

1. Treten in allen Medien dieselben Formenkreise auf oder können in verschiedenen Medien ganz verschiedene Entwicklungscyklen vorkommen?
2. Können in bestimmten Medien einzelne der normaler Weise sich folgenden Formen fehlen, und wenn dies der Fall ist, hängt dies von einem specifischen Einflusse dieses Mediums ab oder nicht vielleicht nur einfach davon, dass das Medium einem bestimmten Entwickelungsstadium der Art besonders entspricht, so dass die andern Formen sich überhaupt nicht bilden können?
3. Können die einzelnen Formen nach dem Substrate variiren, sich anpassen, in ihren Dimensionen ändern?
4. Wenn Veränderungen der Form auftreten ist dies immer eine Anpassungserscheinung oder kann es auch ein Zeichen des Erliegens im Kampfe ums Dasein sein?
5. Ist die individuelle Variation derart, dass dadurch die Artbestimmung unmöglich wird; sind diese Formmerkmale schlechthin veränderliche und gehören sie bereits in das Gebiet der Umzüchtung, des Transformismus?

6. Oder ist die Breite der Variabilität nur derart, dass dadurch die Artbestimmung nicht alterirt, event. sogar die Differentialdiagnose erleichtert wird?

C. Sind unter Berücksichtigung dieser Ermittelungen zwingende Gründe zu der Annahme vorhanden, dass alle Bakterien trotz des differenten Habituseindruckes als aus isodiametrischen Gliedern zusammengesetzt zu betrachten sind oder kommen verschiedene Formen vor?

Der erste, welcher von Neuem einen weiteren Formenkreis bei den Bakterien postulirte, war Cienkowski[1]), welcher den genetischen Zusammenhang von Mikrokokkus, Bacillus und Leptothrix als direct beobachtet angab. Würde man diese Angabe im Sinne der Terminologie von Cohn interpretiren, so würde dies heissen, dass er den Uebergang verschiedener Formgattungen in einander gefunden haben wollte, während Cienkowski nichts weiter sagen wollte, als dass nach seinen Beobachtungen in der Entwickelung von bestimmten Bakterien ausser den von Cohn schon längst erkannten Fäden, Langstäbchen und Kurzstäbchen auch kugelige Zellen auftreten können. In dieser Form vorgetragen, würde diese Beobachtung schon damals vielleicht die Möglichkeit gezeigt haben, dass einzelne Bakterien einen weiteren Formenkreis durchlaufen können als Cohn angenommen hatte. So aber konnte es nicht an heftigem Widerspruche fehlen und van Tighem[2]) erklärte geradezu die Beobachtungen und Ansichten von Cienkowski als „pas conforme à la vérité."

M. Wolff[3]), der nicht der Ansicht ist, „dass alle möglichen Spaltpilzformen nur Entwickelungsstufen eines und desselben Pilzwesens sind", fand zwischen Kugelbakterien und den kurzen Stäbchen einen genetischen Zusammenhang und beobachtete Uebergangsformne zwischen „den exact runden oder ovalen und exact stäbchenförmigen Gebilden". Er hatte nämlich mit Eiter, in welchem er nur runde

---

[1]) Zur Morphologie der Bakterien 1877.

[2]) Sur la gomme de sucrerie. Annales des sciences naturelles. Botanique. T. VII 1878, S. 180.

[3]) Zur Bakterienlehre bei accidentellen Wundkrankheiten. Virchow's Archiv Bd. 81, 1880, S. 193 und S. 385.

Formen beobachtet hatte, Nährlösungen und Thiere inficirt und fand später in den Lösungen „neben den Mikrokokken auch kurze cylindrische Stäbchen" und bei den Thieren in dem an der Injectionsstelle entstandenen Oedem fast nur kurze cylindrische Stäbchen.

Wernich[1]) inficirte verschiedene Nährlösungen mit je einem Tropfen ein und derselben Faulflüssigkeit und beobachtete in den Lösungen Formen, welche den in der Ursprungsflüssigkeit gesehenen „sehr ähnlich" waren. Wegen dieser Aehnlichkeit, aber nicht völligen Gleichheit kam Wernich zur Ansicht einer „labilen Formbeständigkeit", die er aber ebenso wie Wolff seine Beobachtungen nur auf die Möglichkeit des Ueberganges von Formen angewendet wissen wollte, welche sich schon so wie so sehr nahe stehen.

Die Versuche von Wolff und Wernich waren aber ohne die nöthigen Cautelen und vor Allem ohne Ausgang von Reinkulturen angestellt. Als Gaffky[2]) diese Versuche unter Beobachtung der nöthigen Vorsichtsmassregeln wiederholte, ermittelte er, dass bei Uebertragungen aus Bakteriengemischen, wie sie Eiter und Faulflüssigkeiten darstellen, in verschiedenen Nährlösungen in diesen inficirten Lösungen nicht ähnliche, sondern dieselben Formen auftraten, wie sie in der zur Infection benutzten Flüssigkeit enthalten waren, aber derart, „dass die eine Form, um nicht zu sagen Art, diese, die andere jene Nährlösung bevorzugt."

Inzwischen hatte Cohn[3]) für Bacillus subtilis, Fig. 1 E, das Auftreten von kurzen, mit Bakterium termo leicht zu verwechselnden Stäbchen, von längeren Stäbchen und von Fäden sicher gestellt, welche letztere zum Theil deutlich gegliedert, zum Theil scheinbar ungegliedert waren. Derartige Scheinfäden erklärte Cohn als die Leptothrix-Form und dadurch wurden zum ersten Mal die bis dahin als selbstständige Art betrachteten starren Fäden, Leptothrix, als eine einfache Entwickelungsform erkannt. In diesem Sinne erklärte sich, l. c. S. 272, Cohn dafür, dass die als Leptothrix buccalis

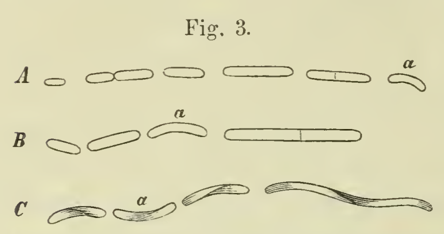
[1]) Die accomodative Züchtung der Infectionstoffe. Kosmos IV, 1880, Heft 8.

[2]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, 1881, Bd. I, S. 121.

[3]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. II, Heft 2, 1876, S. 262.

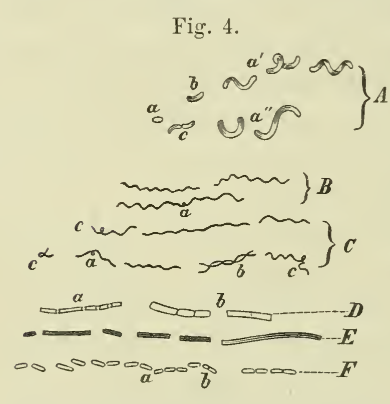
bezeichneten Fäden wahrscheinlich nichts als „unbeweglich gewordene Entwicklungszustände eines Bacillus“ sind, dass in derselben Weise „auch die vielen, in pathologischen Bildungen beobachteten Leptothrixformen in den Entwickelungskreis unserer Gattung Bacillus gehören, wenn auch der genetische Zusammenhang noch dunkel ist“. Denselben Entwickelungskreis von Bacillus subtilis beobachteten später Brefeld[1]) und Prazmowski[2]), Fig. 3 A, ohne dass es diesen Forschern gelang, weitere in diesen Kreis gehörige Formen zu finden. Auch für Bacillus ulna, Clostridium butyricum. Fig. 3 B Clostridium polymyxa ermittelte Prazmowski denselben Formenkreis. Eine Erweiterung dieses Formenkreises bei der Sporenbildung kann erst später berücksichtigt werden. Dasselbe stellte Koch[3]) für den Bacillus anthracis, Fig. 4 D, fest, und Prazmowski fand für Vibrio rugula, Fig. 3 C, kürzere und längere schraubige, scheinbar einfach gekrümmte Stäbchen, und längere schraubige, scheinbar wellig gebogene Fäden wie es schon früher Cohn angegeben hatte.

Fig. 3.



Nach Prazmowski. A Bacillus subtilis. B Clostridium butyricum. C Vibrio rugula.

Fig. 4.



Nach Photogrammen von Koch. A Spirillum undula. B Recurrens-Spirochäte. C Zahnspirochäte. D Milzbrandbacillen bei a Maus, b Ratte. E Bacillen des malignen Oedems. F. Bacillus subtilis.

Als Ergänzung zu den früheren Untersuchungen von Cohn zeigt die Fig. 4 nach Photogrammen von Koch[4]), dass in der Entwicklung von Spirillum undula A (die Verschiedenheiten von a' und

---

1) Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, IV, 1881.

2) Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, 1880.

3) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. II, Heft 2, 1876, S. 277.

4) ibid. Bd. II, Heft 3, 1877.

a″ rühren von verschiedener Präparation her) noch kürzere Einzelglieder, a, b, c, vorkommen, als sie Cohn in Fig. 1, J beobachtet hatte. Es war damit festgestellt, wenn auch nicht ausdrücklich erklärt, dass in der Entwicklung von Spirillum eben so gut wie in der Entwicklung von Vibro zwei Wuchsformen, kurze schraubige, scheinbar nur gekrümmte Stäbchen und als Fäden längere Schrauben vorkommen. Die Unsicherheiten, welche Cohn bei den Abgrenzungen der Gattung Vibrio gegen Spirillum begegneten, liegen also tiefer begründet und es bleibt als einziges, noch dazu ganz unsicheres, durch Uebergangsformen wie Vibrio s. Spirillum serpens, Fig. 1, G, verbundenes Unterscheidungsmerkmal, dass die schraubigen Fäden von Vibrio, Fig. 1, F, Fig. 3, C, flach ausgezogen, die von Spirillum, Fig. 1, H, J, K und Fig. 4, A enger sind. Hiermit war ein Anhaltspunkt dafür gefunden, dass die Schrauben der Schraubenbakterien keine Glieder und nicht einzellig, sondern dass sie Fäden und zusammengesetzt sind. Vergleicht man weiter unbefangen Cohn's Zeichnung von Spirillum tenue, Fig. 1, K, mit Koch's Photogrammen der Spirochaeten des Rückfallfiebers, Fig. 4, B, und den Zahnspirochaeten, Fig. 4, C, so wird man finden, dass allein nach der Form der Schraube eine scharfe Grenze auch zwischen der Gattung Spirillum und Spirochaete nicht zu ziehen ist. Diese Ermittellungen, dass bei den Schraubenbakterien höchst wahrscheinlich ebenso wie bei Cohn's Fadenbakterien zwei Wuchsformen, die von Einzelgliedern und Fäden, zu beachten sind, ergänzen Cohn's Ausführungen über seine Gattungen der Schraubenbakterien sehr wesentlich und zeigen, wenn dieser Punkt auch erst viel später richtig erkannt wurde, dass die Fadenform der Schrauben allein zur Abgrenzung von Formgattungen ein unzureichendes Mittel ist. Aber diese Ermittelungen stellen im Princip für die Schraubenbakterien nur dasselbe fest, was Cohn für die Fadenbakterien eingehend entwickelt hatte, dass kürzere und längere Einzelglieder und Fäden, also ein relativ enger Formenkreis, zur Artbestimmung gehören.

Auch die weiteren Untersuchungen von Koch, Gaffky und Löffler[1]) ergaben keine weiteren Formenkreise, wie z. B. Fig. 4,

---

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, I, 1881.

D für Milzbrandbacillen bei verschiedener Präparation, E für die Bacillen des malignen Oedems und F für den Bacillus subtilis zeigen; bei den letzteren sind die kleinsten Glieder bei a und noch mehr bei b erheblich kürzer als Cohn angenommen hatte, ohne aber deutliche Ellipsoide oder Kugeln zu bilden.

Den bis jetzt ermittelten Thatsachen gegenüber, dass es unter den Bakterien Arten mit einem relativ geringen Formenkreis giebt, konnten, wie Kurth,[1]) ein entschiedener Anhänger von der Existenz pleomorpher Arten, angab, „die fast ohne jede Cautelen ausgeführten Versuche Billroth's, die nur in allgemeiner Form gehaltenen, durch keine speciellen Beweise gestützten Behauptungen Naegeli's, nicht Stand halten. Die auf Grund dieser Lehren weit verbreitete und durch zahlreiche in diesem Sinne ausgeführten Arbeiten bekundete Meinung, dass alle die in den starken Nährlösungen, in faulendem Blut, sich zersetzendem Eiter, in Heuaufgüssen etc. in buntem Gemisch durch einander vorkommenden Formen auseinander entstanden seien und jederzeit wieder in eineinander übergehen könnten, war widerlegt."

Die bis jetzt mitgetheilten Beobachtungen konnten nicht mit Sicherheit darthun, dass Bakterien weitere Formenkreise durchlaufen, als von Cohn angegeben waren und ergänzten nur dessen Angaben über die Schraubenbakterien, indem für dieselben mit grösster Wahrscheinlichkeit ein ähnlicher kleiner Formenkreis gefunden wurde, wie Cohn ihn für andere Gattungen schon früher ermittelt hatte. Durchaus anders war das Ergebniss der Untersuchungen von Zopf.[2]) Derselbe ermittelte, dass in der Entwicklung von Crenothrix, Beggiatoa und Cladothrix, Fig. 5, die folgenden Formen successive auftreten oder event. sogar gleichzeitig vorhanden sein können: kuglige, von ihm als Mikrokokken bezeichnete Zellen, Kurzstäbchen (Bakterium), Langstäbchen (Bacillus), gerade Fäden (Leptothrix), leicht schraubig gedrehte (Vibrio), stärker gewundene starre schraubige (Spirillum), flexile schraubige Fäden (Spirochaete), peitschenschnurartige, um einander aufgerollte Fäden (Spirulina) und schliesslich

---

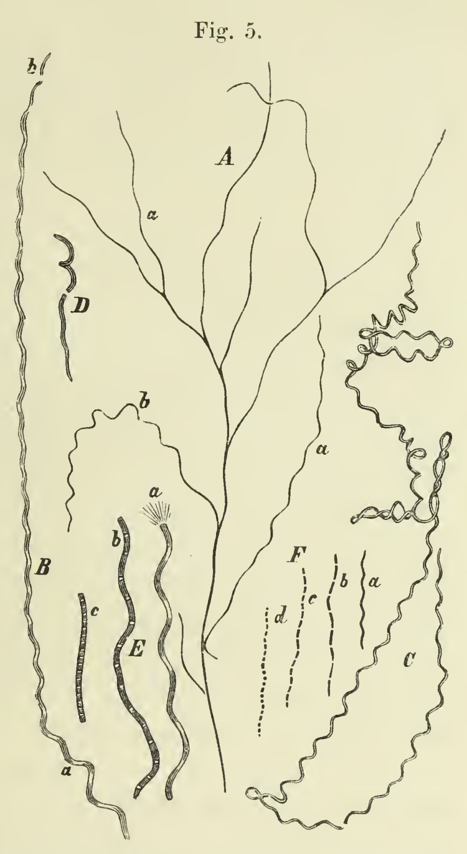
[1]) Bakterium Zopfii. Botanische Zeitung 1883, S. 371.

[2]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen, 1882.

Formen, welche der Gattung Ophidomonas, unter Ehrenberg's Monaden entsprachen.

Die Schlussfolgerung von Zopf, dass demnach die beobachteten Formen überhaupt keine Arten. sondern „blosse Entwicklungsstadien von Spaltpilzen" darstellen, leidet unter der schon angegebenen unrichtigen Interpretation von Cohn's Argumenten. Später hat Zopf noch öfters in dieser durchaus unrichtigen Weise Cohn die Aufstellung eines „Monomorphismus" zugeschrieben, indem er zum Beispiele[1]) angab: „Das bisher existirende System (das Ehrenberg-Cohn'sche) ist jetzt ein überwundener Standpunkt, denn die in neuerer Zeit entwicklungsgeschichtlich genauer untersuchten Spaltpilze lassen sich unter den Cohnschen Gattungen: Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus, Spirillum, Spirochaete, Vibrio, Leptothrix etc. zum Theil gar nicht unterbringen, insofern viele von ihnen zwei oder mehrere der den Cohn'schen Gattungsbegriffen entsprechenden Formen aufweisen."

Fig. 5.



Cladothrix dichotoma; nach Zopf. A Verzweigte Pflanze mit schwächer (a) und stärker (b) gewundenen schraubenförmigen Zweigen. B Schraube, deren eines Ende (a) stärker gewunden ist als das andere (b). C Langer spirochätenartiger Zweig mit Schlingen und Spirulinen. D Ein Zweigstück mit engen und eins mit flachen Windungen. E Schrauben: a ungegliedert, b mit Andeutung einer Gliederung in längere und c in kürzere Segmente. F Spirochätenform: bei a ungegliedert, bei b bis d schematische Gliederung bei b in längere, c in kürzere Stäbchen und bei d in Kokken.

In Wirklichkeit war Zopf

[1]) Die Spaltpilze, 3. Aufl., 1885, S. 49.

nur berechtigt zu dem Schlusse, dass die von ihm studirten Arten gegenüber den relativ einförmigen, aber nicht monomorphen Arten von Cohn entschieden pleomorph sind.

Dann übertrug Zopf seine Beobachtungen an den erwähnten Arten sehr voreilig auf alle Bakterien, wobei er vorsichtigerweise die Möglichkeit offen liess, „dass einzelne Spaltpilze nur eine sehr beschränkte Zahl von Entwicklungsformen, oder auch nur eine einzige besitzen.“

Während Zopf auf Grund einer ganz missverständlichen Auffassung der Formgattungen von Cohn diesen zu widerlegen meinte, führten ihn in Wirklichkeit seine Beobachtungen zu einer sehr entschiedenen Bestätigung des Cardinalpunktes der Ausführungen von Cohn, indem er erklärte, „dass zu einer generischen und specifischen Unterscheidung bei den Spaltpilzgewächsen sicher eben so viel Berechtigung vorhanden ist, wie bei den Spaltalgen, für die Niemand die Möglichkeit einer solchen Unterscheidung bezweifeln wird.“

Sachlich würde der strikte Nachweis von der Existenz entschieden pleomorpher Arten die Ausführungen von Cohn wesentlich ergänzen und erweitern, aber natürlich nur in dem einen Falle, dass die von Zopf untersuchten Arten auch zu den Bakterien gehören.

Cohn hatte zuerst den Begriff der Bakterien erweitert und etwas besser abgegrenzt, indem er ausser den von Ehrenberg und Dujardin dahin gerechneten Organismen auch viele der früheren Kugel- und Stäbchenmonaden den Bakterien zuwies. Naegeli[1]) scheint, soweit seine kurzen Angaben darüber urtheilen lassen, den Begriff der Bakterien eben so eng zu fassen wie Cohn 1872 und auf dieselben Formen anzuwenden. Nun fanden sich aber ähnliche Formen nicht nur bei den Bakterien, sondern auch bei den farblosen und den gefärbten Spaltalgen und diese grosse Formübereinstimmung veranlasste Cohn[2]), alle diese Organismen in einer grossen Gruppe des Pflanzenreichs zu vereinigen, welche er Schizophyten oder Spaltpflanzen nannte. Diese Schizophyten theilte er in zwei grosse Gruppen ein, A) Gloeogenae, welche dadurch cha-

---

1) Die niederen Pilze, 1877, S. 5.

2) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, Heft 3, S. 202.

rakterisirt sind, dass die Zellen frei oder durch Intercellularsubstanz zu Schleimfamilien verbunden sind, während bei der zweiten Gruppe, Nematogenae, die Zellen in Fäden geordnet sind.

Während man bis dahin mehr geneigt war, alle Bakterien aus einem einheitlichen, monophyletischen Gesichtspunkte zu betrachten, brachte Cohn die früheren Bakterien hiermit zum ersten Male in ganz verschiedenen Gruppen unter und gab damit zum ersten Male einen präcisen Ausdruck dafür, dass möglicherweise die Formunterschiede von einem polyphyletischen Ursprunge herrühren. Auf diese Weise kamen manche Bakterien mit bestimmten Spaltalgen ganz nahe zusammen, während andere wieder zu ganz anderen Spaltalgen nähere phylogenetische Beziehungen als zu den übrigen Bakterien haben sollten. So gehören z. B. Mikrokokkus, Bakterium, Sarcina, Merismopedia, Clathrocystis mit einer Reihe zweifelloser Spaltalgen zu den Gloeogenae, während Bacillus, Leptothrix, Vibrio, Spirillum, Spirochaete, Spirulina, Streptokokkus, Myconostoc, Beggiatoa, Cladothrix, Crenothrix mit entschiedenen Spaltalgen zu den Nematogenae gerechnet werden. Bei dieser Eintheilung war dem damaligen Stande der Kenntnisse entsprechend natürlich noch nicht berücksichtigt, dass Leptothrix, Spirulina Myconostoc im älteren Sinne nur Entwicklungszustände und keine Arten sind, es war keine Rücksicht darauf genommen, dass das Bakterium rubescens von Lankester und die Clathrocystis von Cohn nur Entwicklungsstadien von Beggiatoa roseo persicina sind.

Frank[1]) rechnet Beggiatoa, Crenothrix, Cladothrix zu den fadenbildenden Spaltpilzen und motivirt dies l. c. S. 1953 damit, dass, wenn der Mangel an Chlorophyll nach Naegeli zur Abtrennung der Bakterien von den Algen und zur Zurechnung derselben zu den Pilzen zwinge, „dann auch noch gewisse chlorophyllose bisher unter den Algen aufgeführte Gattungen, wie Leptothrix und Beggiatoa“, zu den Spaltpilzen oder Schizomyceten gerechnet werden müssen. Natürlicher scheint es aber Frank, „die nur mit An- oder Abwesenheit des Chlorophylls begründete traditionelle Unterscheidung

---

[1]) Kryptogamen, in Leunis Synopsis der Pflanzenkunde, 1877.

der Pilze und Algen zu verlassen und mit Cohn die Schizomyceten und Phykochromaceen in eine einzige Ordnung zu vereinigen.“

In dem System von Rabenhorst-Winter[1]) sind Clathrocystis und Beggiatoa noch von einander getrennt, Beggiatoa und Chladothrix sicher zu den Spaltpilzen d. h. den Bakterien gerechnet, während die Zugehörigkeit von Crenothrix als zweifelhaft hingestellt ist.

Umgekehrt rechnet van Tieghem[2]) Beggiatoa mit andern ausgesprochenen Spaltalgen zu den Nostocaceen, der einen von ihm aufgestellten Gruppe der Spaltpflanzen, während er Crenothrix und Cladothrix zu seiner zweiten Gruppe, den Bakteriaceen stellt. Während van Tieghem früher bei den Bakterien Gattungen und Arten unterschieden hatte, führte er jetzt nur bei den Nostocaceen Genera an, während er bei den Bakteriaceen auf eine Eintheilung in Genera verzichtete und die Gattungsnamen von Cohn nur zur Bezeichnung von „principales formes“ verwendet.

Zopf[3]) findet, dass die Unterschiede der beiden Gruppen der Spaltpflanzen nicht so einschneidend sind, wie sie Cohn hingestellt hatte und dass die Spaltalgen, gleichgiltig, ob sie Schleimfamilien oder Fäden bilden, sich leidlich trennen lassen von den nicht Phycochrom führenden Spaltpflanzen und fasst alle nicht Phykochrom führenden Spaltpflanzen wegen der ähnlichen Formen ihrer Einzelzellen und der Verbände der Einzelzellen zu den Bakterien oder Spaltpilzen zusammen. Zopf trennt also im Gegensatze zu Cohn die Spaltpflanzen in die höheren Spaltalgen und die niederen Bakterien oder Spaltpilze und betrachtet die letzteren damit von einem mehr einheitlichen Gesichtspunkte.

Wie hieraus ersichtlich, ist noch durchaus keine volle Einigung erzielt, wie man am natürlichsten die Bakterien gegen die übrigen Spaltpflanzen abgrenzt, doch neigt sich die Mehrzahl der Forscher zur Ansicht, alle nicht Phykochrom führenden resp. alle chlorophyllosen Spaltpflanzen zu den Bakterien zu rechnen und den Begriff der Bakterien damit erheblich gegenüber der Abgrenzung von

---

[1]) Kryptogamenflora I, 1. Lieferung, 1881.

[2]) Traité de Botanique 1884, S. 1103.

[3]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen, 1882.

Cohn von 1872 zu erweitern. Wenn Fisch[1] bei einer Besprechung meiner Methoden der Bakterienforschung angiebt, dass es „auf ein nicht grade richtiges Verständniss des Thatbestandes hindeutet," wenn ich bei Gelegenheit der orientirenden Uebersicht der Formen äusserte, dass die Leptothricheen und Cladothricheen von Zopf, d. h. gerade Beggiatoa, Crenothrix und Cladothrix „früher wegen ihrer Formen den Spaltalgen näher gestellt wurden," so dürfte die Berechtigung dieser Angabe aus dem vorher mitgetheilten wohl genügend hervorgehen.

Erweitert man in der angegebenen Weise den Begriff der Bakterien und rechnet die erwähnten Arten zu den Bakterien, so muss selbstverständlich der Nachweis von Zopf, dass diese früher für relativ einförmig gehaltenen Arten: Beggiatoa, Crenothrix, Cladothrix, sehr formenreich sind oder sein können, von Bedeutung für die Morphologie der Bakterien sein. Man muss dann bestimmt erklären, dass es unter den Bakterien neben den von Cohn aufgestellten relativ einförmigen Arten auch entschieden pleomorphe Arten giebt.

Hierdurch erfährt aber das ursprüngliche System von Cohn keine principielle Widerlegung, sondern nur eine wesentliche Ergänzung und Erweiterung, weil gerade durch diese Arten entschieden bewiesen wird, dass es möglich ist, bei den Bakterien Gattungen und Arten abzugrenzen, wenn man nach Cohn's Vorgang alle Formen berücksichtigt.

Cohn selbst hatte bereits 1877 bei einigen hierher gehörigen höheren Arten den Zusammenhang von geraden und schraubigen Fäden beobachtet und eine Gliederung der Stäbchen und Schrauben in kuglige Zellen eintreten sehen. Da Cohn aber diese Gebilde nicht als Mikrokokken auffasste, weil dieses Wort für ihn nur Gattungsbegriff war, sondern als Gonidien erklärte, werde ich später auf diese Beobachtung noch einmal zurückkommen. Das eine möchte ich nur jetzt schon hervorheben, dass Cohn's Anschauungen auch nach diesen Beobachtungen durchaus nicht mit dem Pleomorphismus principiell in Widerspruch stehen.

---

[1]) Biologisches Centralblatt, Bd. 5, 1885, No. 6.

Der Pleomorphismus an sich hat mit Variationsfähigkeiten der einzelnen Formen gar nichts zu thun, da die einzelnen Formen der pleomorphen Arten constant sein können und sich bei Aenderung der Aussenbedingungen nicht ohne weiteres ändern müssen. Trotzdem ist in völliger Verkennung dieser Sachlage schon die einfache Existenz pleomorpher Arten im Sinne weitgehender Variationsfähigkeit und Inconstanz der Formen gedeutet worden.

Auch für die Bakterien im früheren Sinne wurde von Neuem die Existenz pleomorpher Arten angegeben. Von Jacksch[1]) gab an, dass der Mikrokokkus ureae, bei dem Cohn nur kuglige und ellipsoide Zellen beobachtet hatte, auch in Form von Stäbchen vorkommt und Billet[2]) fand nicht nur kuglige und stäbchenförmige Zellen, sondern auch gerade und wellig gebogene Fäden. Der Nachweis von Leube und Graser[3]), dass eine Art von Kokkus, eine Sarcine und drei Arten von stäbchenförmigen Bakterien die Harnstoffgährung bewirken können, dass bei der spontanen Harnstoffzersetzung fast nie eine einzige Art allein und rein vorkommt, nimmt den Angaben von von Jacksch und Billet jeden Werth, da die von ihnen verwendeten Methoden keine Garantie geben, dass sie von dem Mikrokokkus ureae auch wirklich ausgegangen sind.

H. Buchner[4]) gab an, dass er in der Entwicklung der von Fitz[5]) gefundenen Glycerin-Aethylbakterie die Formen von kugligen, ellipsoiden Zellen, von kürzeren und längeren Stäbchen beobachtet habe. Die eignen Zeichnungen von Buchner zeigen, dass die Stäbchen meist nicht cylindrisch, sondern an einer Stelle etwas stärker aufgetrieben, spindelförmig sind. Derartige Formen hatte Cohn aber gar nicht zu seinen Bacillen gerechnet, sondern[6]) war geneigt, „Stäbchenbakterien von charakteristischer spindelförmiger

[1]) Studien über den Harnstoffpilz. Zeitschrift für physiologische Chemie, Bd. 5, 1881, S. 395.

[2]) Sur le bacterium ureae. Comptes rendus 1885, Bd. 100, S. 1252.

[3]) Ueber die ammoniakalische Harngährung. Virchow's Archiv, 1885 Bd. 100, S. 540.

[4]) In Naegeli's Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, S. 221.

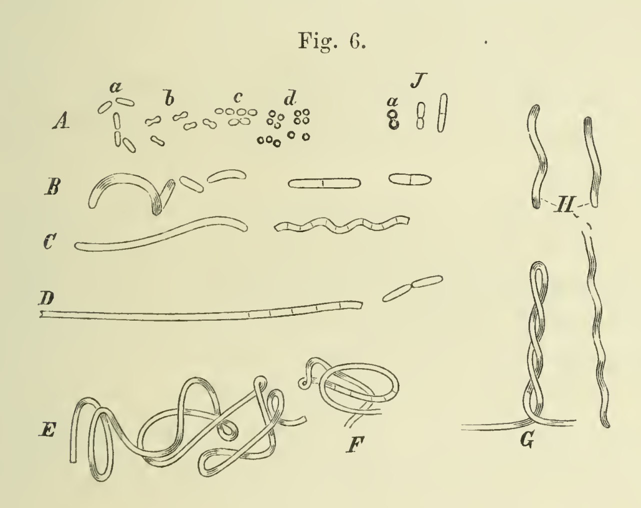
[5]) Ueber Schizomyceten-Gährungen III. Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft, Bd. 9, 1878, S. 49.

[6]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I, 2. Heft, 1872, S. 168.

Gestalt“ zu seiner Gattung Mikrobakteria zu stellen. Im übrigen war der Entwicklungskreis derartiger Formen Cohn noch recht wenig bekannt. Da aber der Entwicklungskreis von Cohn's Bakterium termo durchaus nicht gegen derartige Formen bei anderen Mikrobakterien spricht, scheint mir in dieser Beobachtung von Buchner durchaus keine Widerlegung der Ansicht von Cohn zu liegen, sondern nur eine Ergänzung insofern sich ergiebt, dass Spindelstäbchen längere und kürzere Stäbchen und bei der Theilung ellipsoide und selbst kuglige Zellen bilden können. Dieser Formenkreis geht aber kaum über den von Cohn selbst für Bakterium termo angegebenen hinaus.

Für die Bakterien der gewöhnlichen spontanen Milchsäuregährung ermittelte ich[1]) fast dieselben Formen, wie Cohn für das

Fig. 6.



Bakterium termo. indem ich kurze Stäbchen, kleinere Fäden und bei der Theilung der kleineren Stäbchen Zellen beoabchtete, welche nicht mit Sicherheit von kurzen Ellipsen zu unterscheiden waren.

Erst Kurth[2]) gab in einer methodisch einwandsfreien Untersuchung für eine von ihm Bakterium Zopfii genannten Art, Fig. 6,

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheits-Amte, Bd. II, 1884, S. 339.

[2]) Bakterium Zopfii. Botanische Zeitung, 1883, No. 23 bis 26.

an, dass bei derselben kuglige und eiförmige, als Kokken bezeichnete Zellen, A, b, c, d, ferner kürzere, A, a, und längere, B, Stäbchen vorkommen. Die Einzelzellen bilden kürzere oder längere Fäden, C, D, welche bald deutlich gegliedert, bald ungegliedert scheinen.

Die Fäden sind bald gerade, D, bald leicht wellig gebogen, C, bald bilden sie Verschlingungen, E, F; dabei bilden sich bisweilen einfache Schleifen oder auch peitschenschnurartige Umschlingungen. G, und einzelne Stücke der Fäden können deutliche, flache Schrauben, H, bilden. Die Länge der sicher einzelligen Stäbchen schwankt je nach dem Stadium der Entwicklung beträchtlich von 4 bis 10 μ oder von 3 bis 8 μ und beträgt im Durchschnitt 5 μ, während die Länge der Fäden bis zu 150 μ betragen kann. Eine Zusammensetzung der Fäden und Stäbchen aus isodiametrischen Gliedern weist Kurth entschieden zurück. Dieser Formcyklus trat in verschiedenen Medien ein, aber die qualitative und quantitative Aenderung der Nährsubstrate war ohne Einfluss auf die einzelnen Formen.

Aus den bisher in Betracht gezogenen Untersuchungen geht hervor, dass die Cardinalpunkte der Ausführungen von Cohn sich allen Angriffen gegenüber als wohl begründet bewährt haben, dass man Gattungen und Arten unter den Bakterien unterscheiden kann, wenn man alle Formen in Betracht zieht. Für die relativ einförmigen Arten der Bakterien im früheren Sinne haben sich die von Cohn aufgestellten Formmerkmale fast durchgängig als ausreichend zur Abgrenzung von Formarten erwiesen.

Aber das System von Cohn bedarf einer Reihe von Ergänzungen, welche sich vor Allem aus folgenden Ermittelungen ergeben: Arten, deren vegetative Stadien durch spindelförmige oder kurze Stäbchen dargestellt werden, sind wahrscheinlich noch etwas schwieriger gegen die Formgattungen Mikrokokkus und Bacillus abzugrenzen, als es Cohn schon dargestellt hatte. Die Formgattungen der Schraubenbakterien bedürfen einer gründlichen Revision, da die von Cohn angegebenen Formmerkmale sehr unsicher und innerhalb der einzelnen Gattungen zu schwankend sind. Auch unter den Bakterien im früheren Sinne giebt es neben den relativ einförmigen Arten pleo-

morphe Arten. Es werden jetzt zu den Bakterien pleomorphe Arten gerechnet, welche man früher nicht zu den Bakterien gestellt hatte.

Diese Ergänzungen und Erweiterungen des ursprünglichen System's von Cohn glaubte ich[1]) dahin zusammenfassen zu können, „dass, je höher die Spaltpflanzen im System stehen, mit desto grösserer Wahrscheinlichkeit auch in ihrer Ontogenese die phylogenetisch niedriger stehenden Formspecies als blosse Wuchsformen auftreten können.“

Aber alle diese Ermittelungen gelten strikte nur für den Fall der gleichbleibenden Aussenverhältnisse oder doch solcher Lebensbedingungen, welche denen des spontanen Vorkommens der Art gleich oder sehr ähnlich sind. Daraus folgt aber nicht ohne Weiteres, dass diese Formmerkmale schlechthin constante sind und es ist erst an der Hand von directen Versuchen zu prüfen, welchen Einfluss Veränderungen des Substrates auf die Formen haben.

VI.

Passt sich die Form geänderten Aussenverhältnissen an? Breite der Variabilität. Gestattet die Gesammtheit der Formen ächte Arten oder nur Formarten abzugrenzen?

Besonders war es Naegeli[2]), der sich von Neuem, und zwar wieder unter vollständiger Ignorirung der Motive von Cohn, gegen dessen „gattungs- und artenreiches System“ wandte, weil es nach seiner Ansicht gar „keinen wissenschaftlichen Werth“ hat, „ein System der Spaltpilze nach Gattungen und Arten mit den jetzigen Hülfsmitteln“ aufzustellen. Wenn man sich erinnert, dass Naegeli früher mit ebenso unzureichenden Mitteln ein ausserordentlich gattungsreiches System der einzelligen Algen[3]) aufstellte und wenn

[1]) Deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 48 bis 50.

[2]) Zur Umwandlung der Spaltpilzformen. Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, S. 129.

[3]) Gattungen einzelliger Algen, 1849, S. 40.

man sich der Motivirung von Cohn erinnert und beachtet, dass Cohn das Provisorische seiner Eintheilung wiederholt hervorgehoben hat, so ist es etwas schwer zu verstehen, wie Naegeli die Form, in der Cohn seine Klärungsversuche vortrug, eine „anspruchsvolle“ nennen kann.

Naegeli spricht sich seinerseits über die der Species subordinirten Begriffe folgendermaassen aus: „Die Varietäten sind wie die Arten von säcularer Constanz; ihre Umwandlung erfordert Zeiträume, die nach Erdperioden gemessen werden; sie entziehen sich aller experimenteller Behandlung; die Züchtung vermag an ihnen nichts zu ändern. Rassen und (Ernährungs- oder Standorts-) Modificationen dagegen sind vorübergehende Erscheinungen, die durch unseren Einfluss bestimmt und geregelt werden können. Und zwar entstehen die Rassen durch Kreuzung verschiedener Varietäten und Arten, können also blos bei Organismen mit Geschlechtsdifferenz vorkommen. Die Modificationen aber werden durch die unmittelbare Einwirkung des Klimas und der Nahrung erzeugt und können nur bestehen, so lange die sie bedingenden Einflüsse andauern. Bei den Spaltpilzen, sowie überhaupt bei den niedersten Pflanzen ist die Rassenbildung ausgeschlossen, bei ihnen können innerhalb der constanten Arten und Varietäten blos Ernährungsmodificationen vorkommen.“

„Die Merkmale der Arten und Varietäten sind für unsere Erfahrung schlechthin constant, da wir in den aufeinander folgenden Generationen sie sich nicht verändern sehen. Ihnen gegenüber sind die Modificationen als schlechthin veränderlich zu bezeichnen. Die letzteren bleiben zwar unverändert, so lange sie unter den nämlichen äusseren Verhältnissen leben. Dies ist aber nicht Constanz im naturwissenschaftlichen Sinne, welcher nur dasjenige als constant anerkennt, was unter den verschiedensten äusseren Verhältnissen in bestimmbaren Zeiten unverändert bleibt, wie dies mit den Species und den ächten Varietäten der Fall ist.

Die Unveränderlichkeit einer Spaltpilzform, die unter gleichbleibenden äusseren Einflüssen sich befindet, wird daher mit Unrecht der Constanz der Varietäten oder Species gleichgestellt und mit Unrecht wird damit die Speciesnatur der Spaltpilzformen behauptet.

Den Modificationen kommt nur ein Schein von wirklicher Constanz zu, insofern, als sie den äusseren Verhältnissen eine gewisse Zähigkeit entgegensetzen und nicht sofort, sondern erst nach einiger Zeit sich ihnen entsprechend umwandeln."

Für Nägeli sind bei den Bakterien die morphologischen und physiologischen Merkmale schlechthin veränderlich, weil einerseits „alle wahrnehmbaren Formen durch Uebergänge verbunden sind" und weil andererseits, wie er auf Grund einiger Versuche annimmt, „kein der Beobachtung zugängliches Merkmal sich gegenüber von richtig angestellten Kulturversuchen als beständig erweist".

Wir haben damit die bestimmte Aufgabe, die Angaben zu prüfen und zu sichten, welche für Variabilität geltend gemacht wurden, und besonders zu beachten, ob einmal überhaupt irgend welche Variabilität sicher ist und dann zu sehen, welchen speciellen Werth diese Ermittelungen für den Speciesbegriff haben.

In einer Arbeit über Pigmentbakterien in Verbandstoffen kommt Urlichs[1]) zur Ansicht, dass „die chromogenen Bakterien auf unseren Verbandstoffen, die gelben, rothen und blauen, thatsächlich in einander übergehen und dass sie alle ungefärbte Repräsentanten in der Pasteur'schen Nährflüssigkeit haben, die, auf geeigneten Boden, namentlich gut granulirende Geschwüre und Wunden, versetzt, einen und denselben Farbstoff, das Pyocyanin, erzeugen".

Dem gegenüber konnte ich auf Grund meiner inzwischen noch weiter ergänzten Untersuchungen[2]) über Pigmentbakterien und Bakterienpigmente die älteren Angaben von Schröter[3]) in den wichtigsten Punkten bestätigen und erweitern durch den strikten Nachweis, dass die Aenderungen der Pigmente rein chemische Farbenreactionen sind und sich bald als Oxydations- und Reductionsvorgänge darstellen, bald durch die Veränderungen der Reaction bedingt sind und dass es sich nicht um einen einheitlichen Farbstoff handelt, sondern die Farben verschiedene Gruppen der aromatischen Reihe angehören.

---

[1]) Arch. f. klin. Chirurgie, Bd. 24, 1879, S. 303.

[2]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte II, 1884, S. 355 und deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 48 bis 50.

[3]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 1, Heft 2, 1872, S. 109.

Die Formen der Pigmentbakterien waren nicht starr, sondern sie änderten sich, abgesehen selbstverständlich von den Veränderungen durch die Theilung, etwas mit Aenderung der Aussenbedingungen einmal insofern als die Verbindungsweise der Einzelzellen zu Fäden oder Zoogloen nicht absolut gleich blieb und ferner aber in erheblich geringerem Maasse auch dadurch, dass bei einzelnen Arten die vegetativen Formen kleine Formabweichungen erfuhren insofern als sie nicht in allen Medien dieselben Relationen behielten. Hierauf waren von Einfluss der Chemismus des Mediums, sodass in wenig zusagenden Lösungen weniger kräftige Formen vorkamen, und der Mechanismus des Substrates, indem im Innern fester Medien die Formen nicht so kräftig waren wie am Rande der sich ausbreitenden Colonien. In keinem einzigen Falle ging aber die wirkliche Anpassung so weit, dass etwa in dem einen Medium ganz andere vegetative Formen typisch wiederkehrten als in einem anderen, etwa in einem Medium ausgesprochene Kugeln, in einem anderen Stäbchen typisch waren. Immer handelte es sich nur um kleine Abweichungen einer bestimmten Form, insofern, als z. B. die Stäbchen bald etwas länger oder kürzer, breiter oder schmäler waren. Etwas weitergehende Formabweichungen erwiesen sich in einzelnen Fällen, in denen sie zur Beobachtung kamen, als pathologische, indem körniger Zerfall der Zellen oder Involutionsformen sich bildeten.

Eine weitergehende Anpassung der Form an das Substrat hat Buchner[1]) für die Heubakterien, Fig. 7, angegeben. Buchner ging von der Voraussetzung aus, dass bei einer bestimmten Erhitzungsweise des Heuinfus in diesem später immer nur die eine, mit Cohn's Bacillus subtilis identische Art zur Entwicklung kommt, dass also Abweichungen der Form auch Variationsfähigkeit der Formen dieser Art beweisen. Diese Voraussetzung ist aber, wie ich in zahlreichen Versuchen fand, welche ich zur Ermittlung der Grenzen der Erhitzungsmethode[2]) anstellte, durchaus nicht sicher begründet. Man kann auf diese Weise sicher zwei, vielleicht sogar drei Arten von Bacillen

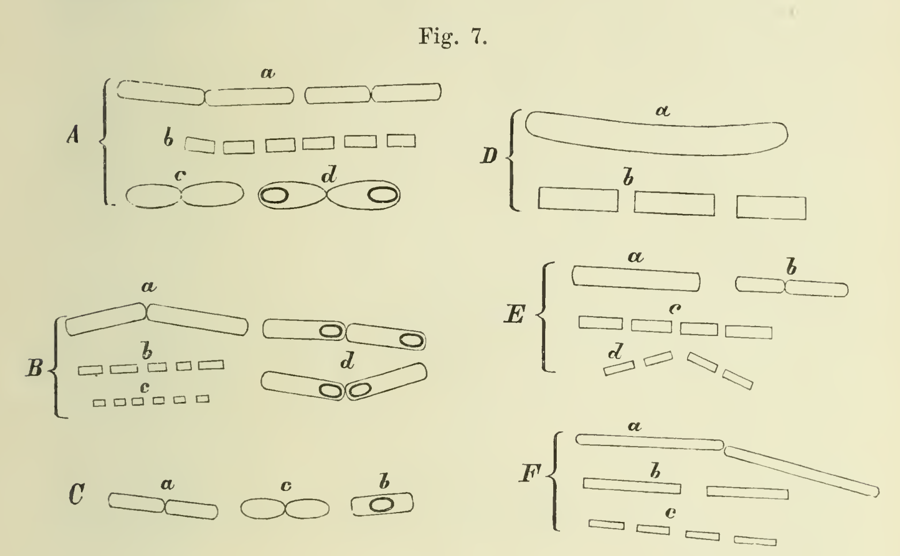
---

[1]) Beiträge zur Morphologie der Spaltpilze. Nägli's Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, S. 205.

[2]) Die Methoden der Bakterien-Forschung, 1. und 2. Aufl., 1885, S. 94; 3. Aufl., 1886, S. 137.

erhalten, welche durch die Gesammtheit der Formen, Art der Sporenbildung und der Sporenauskeimung und biologische Differenzen auseinander zu halten sind, trotz grosser Aehnlichkeit einzelner Entwicklungsstadien. [1]) Auch Kurth hatte bereits früher eine derartige Beobachtung mitgetheilt.

Fig. 7.



Nach H. Buchner. Heubakterien. A Heuaufguss Sp. G. 1,006; 24 Stunden bei 36⁰ cultivirt; a gerade Stäbchen von 2 bis 5 μ Länge und 0,9 bis 1 μ Breite; b Jodzusatz, Länge der Glieder 1,2 bis 1,5 μ; c Spindelstäbchen; d Sporenbildung.
B 0,1⁰/₀ Fleischextract mit 5⁰/₀ Zucker, neutral; a. Breite 0,8 μ, Länge 4 bis 6 μ; b und c Jodzusatz, kürzeste Glieder 0,8 μ lang und breit; d Sporenbildung.
C 0,1⁰/₀ Asparagin mit 5⁰/₀ Zucker, neutral; a die kürzesten geraden Stäbchen 0,8 μ breit, 1,5 μ lang; b Sporenbildung; c Spindelstäbchen.
D Heuaufguss Sp. G. 1,004; 24 Stunden bei 22⁰ cultivirt. a Breite 1,0 μ, kürzeste Glieder 12 μ; b. Jodzusatz.
E 1⁰/₀ Fleischextract, schwach sauer. a aus Decke; b aus Bodensatz; Breite 0,7 μ, Länge der kürzesten Glieder 2 μ, der längsten 5 μ; c und d Jodzusatz, kürzeste Glieder 1 μ, längste nur 2,5 μ.
F 5⁰/₀ Fleischextract, schwach alkalisch. Breite 0,5 μ, Länge der Glieder 6 bis 10 μ; b und c Jodzusatz; kürzeste Glieder 1,5, längste 4 μ. [b und d der Figur E und c der Figur F etwas zu schmal gezeichnet].

Die ausserordentliche Wichtigkeit des Gegenstandes rechtfertigt auf jeden Fall den Versuch zu sehen, ob die eignen Angaben und

[1]) Aehnlicher Ansicht ist de Bary in seinen während des Druckes erschienenen Vorlesungen über Bakterien, 1885, welche ich nicht mehr genauer berücksichtigen konnte.

Zeichnungen von Buchner Anhaltspunkte dafür geben, dass Buchner vielleicht nur solche ähnliche aber nicht identische Arten vor sich hatte.

Ich habe deshalb die Formen, bei denen Buchner die Sporenhaltigen Zellen mitgezeichnet, vorangestellt, weil aus später genauer zu erörternden Gründen die Sporenbildung eine viel grössere Bedeutung hat als die meisten übrigen Formmerkmale. Im Allgemeinen ist noch zu den Zeichnungen zu bemerken, dass dieselben von Buchner etwas schematisch gehalten und so gezeichnet sind, wie er sie sich bei 4000maliger Vergrösserung denkt, so dass also bei der wirklich zugänglichen Vergrösserung die Differenzen beträchtlich geringer sind. Sofort fällt es auf, dass die vegetativen Zellen a der Figur A, B, C und E nicht sehr different sind, aber die Sporenbildung der Figur A zeigt beträchtliche Differenzen gegenüber B und C. Bei A ändert sich die Form der geraden Stäbchen a vor der Sporenbildung zu einer Spindel c und in diesen erweiterten Zellen bilden sich bei d die Sporen. In B ändert sich die Form der Zelle zur Sporenbildung, d, nicht; in C tritt scheinbar eine Veränderung der Zelle, c, als Vorbereitung zur Sporenbildung ein, aber die Spore bildet sich schliesslich bei b in einer nicht besonders veränderten Zelle.

Als ich bei meinen Versuchen Bacillus subtilis von Cohn unter die Versuchsbedingungen der Fig. A brachte, erhielt ich die Sporenbildung der Fig. B, d und nicht die der Fig. A, d, so dass also bei meinen Versuchen eine ganz entschieden geringere Formabweichung vorhanden war. Eine andere Formabweichung fand Buchner, wenn er dieselbe Art einmal bei 22° unter die Bedingungen der Fig. D brachte, während bei nur wenig geänderten Bedingungen bei 36° die Formen der Fig. A resultirten. Bei meinen identischen Versuchen war von solchen Abweichungen keine Rede, sondern ich erhielt die Formen der Fig. B und nicht die von A und D.

Ich führe meine Erfahrungen über Heubakterien nur an, zum Beweise, dass diese Frage noch keineswegs so klar und abgeschlossen ist, wie Buchner sie glaubte erwiesen zu haben. Die Abweichungen der Formen, welche ich gefunden habe, waren höchstens so gross, wie zwischen den Zellen a der Figuren A, B, C, E und F, aber nicht so gross

wie zwischen a der Figuren D und F; eine wirkliche Aenderung der Form habe ich bei Aenderung der Aussenbedingungen nicht gefunden, sondern nur geringfügige Schwankungen in den Längen- und Breitendimensionen. Der kritiklose Enthusiasmus, mit dem Zopf die Angaben von Buchner besonders gegenüber den Anschauungen von Cohn und Koch aufgenommen hat, ist sehr wenig berechtigt und es ist erst Aufgabe der weiteren Forschung, unter Beachtung aller Cautelen und unter ganz besonderer Rücksicht auf die Bildung und Auskeimung der Sporen zu entscheiden, ob wirklich der Bacillus subtilis von Cohn sich bei Aenderung der Aussenbedingungen so entschieden in Form und Sporenbildung ändern kann oder ob nicht vielmehr, wie mir die Sache zu liegen scheint, die wirkliche Anpassung der Formen an das Substrat eine geringfügige ist, welche die Artconstanz gar nicht alterirt. Die zweifelhafte Sachlage lässt auf jeden Fall die Wahrscheinlichkeit zu, dass Buchner nicht überall Variationen der Formen einer Art vor sich hatte, sondern zum Theil nur die differenten Formen verschiedener Arten.

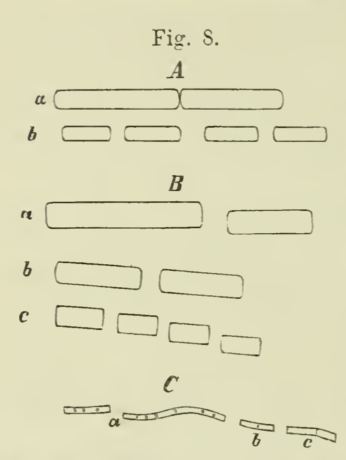
Während alle früheren Beobachter nur kürzere und längere Stäbchen, aber keine isodiametrischen Glieder bei Bacillus subtilis gefunden hatten, glaubt Buchner, „dass die einzelne Zelle bei den Heubakterien in der Regel isodiametrische Gestalt besitzt" und versucht diese Meinung zu stützen durch die Zeichnungen A, b; B, b und c und die weiteren D, b; E, c und d; F, c, welche alle den Einfluss des Jod auf die vegetativen Zellen zeigen. Durch Jodzusatz erfahren die Glieder eine wesentliche Schrumpfung und es wird im Allgemeinen eine weitergehende Gliederung angezeigt, als ohne Reagentien sichtbar ist. Aber von einer Zusammensetzung aus isodiametrischen Gliedern zeigen die eigenen Zeichnungen von Buchner nichts und selbst die kleinsten Formen c der Figur B sind immer noch kurze cylindrische Glieder und vor Allem fehlt jede Uebereinstimmung der einzelnen Formen untereinander, so dass Buchner nur wie die Meisten bald längere, bald kürzere Einzelglieder beobachtete.

Die Untersuchungen und Photogramme von Koch [1]) haben

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II. Heft, 3, 1877, S. 399 und Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, I, 1881.

ergeben, dass die Milzbrandbacillen nach den Medien und zum Theil nach der Art der Präparation kleine Formabweichungen zeigen können. Diese Formabweichungen untereinander waren aber, wenn man die Vergrösserung der wirklichen Beobachtung Fig 8, C. zu Grunde legt, relativ unbedeutend und so constant, dass Koch die nur mikroskopisch wahrnehmbaren Formabweichungen vom Bacillus subtilis als ein Unterscheidungsmerkmal beider Arten erklären konnte. Die Formabweichungen, welche Buchner durch die Zeichnungen A und B bei 4000 maliger Vergrösserung gefunden haben will, beschränken sich auf ganz unbedeutende Veränderungen des Verhältnisses von Länge zu Breite. Der Jodzusatz zeigte A, b und B, b und c keine Zusammensetzung aus isodiametrischen Gliedern. Archangelski[1]) und Roloff[2]) wollen dagegen im Entwicklungskreise der Milzbrandbacillen auch kokkenähnliche Körperchen beobachtet haben, ohne dass aber aus den ungenauen Angaben zu ersehen ist, was diese Kokken eigentlich sein sollen. In Peptonlösungen sah de Bary[3]) „die Fäden des Milzbrandbacillus in grosser Ausdehnung zerfallen in runde, zu traubigen oder klumpigen Gruppen sich anhäufende Glieder, also Kokken. Dieselben erwiesen sich mit zweifelhaften Ausnahmen als todt.“ Das Auftreten dieser „Kokken“ war demnach eine ausgesprochene pathologische Erscheinung, ein Zeichen des Todes, aber kein Zeichen des Lebens, wie bei vegetativen Kokken.

Fig. 8.



Milzbrandbrandbacillen A und B bei 4000 facher Vergrösser. nach Buchner. C bei 700 facher Vergrösserung nach Photogrammen von Koch.
A aus Milz der Maus, frisch, Breite 0,8 μ, Länge der kürzesten Glieder 4,5 μ, der längsten 7 μ; b Jodzusatz; Länge der Glieder von 2.5 μ
B 2⁰/₀ Fleischextract, schwach alkalisch, a Breite 1,2 bis 1,4 μ, Länge der kürzesten Glieder 4 μ; b und c Jodtinctur.
C a aus Milz von Maus; b aus Lebercapillaren von Kaninchen; c aus Milz von Ratte.

1) Centralblatt f. d. med. Wissenschaften, 1882, No. 15.
2) Arch. f. wissensch. und praktische Thierheilkunde, Bd. 9, 1883, S. 459.
3) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, S. 504.

Es fehlt demnach bis jetzt jeder Beweis, dass in der normalen Entwicklung lebensfähige isodiametrische Glieder auftreten können.

Bei den Tuberkelbacillen will Zopf[1]) in älteren Lungenherden auch kuglige Zellen oder Kokken gefunden haben und er bildet dieselben zum Theil als eine nicht unterbrochene Reihe, zum Theil aber als eine unterbrochene Reihe von kleinen Kügelchen ab, wie man sie beobachtet, wenn sich in den kleinsten Stäbchen Sporen finden, so dass nur der zur Sporenbildung nicht verwendete Protoplasmarest des Stäbchens sich noch färbt. Biedert[2]) giebt gleichfalls an, die Tuberkelbacillen in eine ununterbrochene Körnerreihe zerfallen gesehen zu haben; aber er fasst derartige Körner oder „Kokken" nicht als normale Theilungsproducte oder eine Anpassungsform auf, sondern als Degenerationsformen, „da die Organismen bei weiterer Aussaat sich nur spärlich weiter entwickelten". Bis jetzt fehlt jeder Nachweis, dass bei den Tuberkelbacillen in der normalen Entwicklung andere Formen als kürzere oder längere Stäbchen und kleine Fäden vorkommen und von einer Anpassung dieser Formen an geänderte Bedingungen oder von einer besonderen Anpassungsform weiss man noch nichts. Uebrigens sind die Tuberkelbacillen zur Entscheidung so schwieriger Fragen recht wenig geeignet, weil sie einmal an und für sich schon sehr klein sind und vor Allem, weil sie sich so langsam entwickeln, dass die lückenlose Beobachtung in der feuchten Kammer auf kaum oder nur sehr schwer zu überwindende Schwierigkeiten stösst.

Nach Fitz[3]) wird die normaler Weise kurzcylindrische Form (0,7 bis 1 μ breit und 1,8 bis 2,4 μ lang) der Zellen einer Bakterienart, welche milchsauren Kalk in buttersauren Kalk als Hauptproduct vergährt, im Vaccum „kleiner, namentlich kürzer und nähert sich der Mikrokokkenform". Umgekehrt wird die Form in Zuckerfleischextractlösungen, welche wegen fehlenden Zusatzes von Calciumcarbonat sauer wurden, „mit zunehmendem Säuregehalt immer grösser,

---

[1]) Die Spaltpilze, 3. Auflage, 1885, S. 85.

[2]) Virchow's Archiv, Bd. 100, 1885, S. 451.

[3]) Ueber Spaltpilzgährungen, IX. Berichte der deutschen und chemischen Gesellschaft, XVII. 1884, S. 1188.

die Breite erreicht 1,5 μ, die Länge 7 bis 8 μ, einzelne Zellen erreichen eine noch darüber hinausgehende monströse Länge".

Die vegetativen Formen bewegen sich demnach je nach dem Medium zwischen ganz kurzen und sehr langen Stäbchen in einer Variationsbreite, welche mindenstens so weit geht, wie Buchner sie für die Heubacillen angenommen hatte. Leider sind die Angaben entwicklungsgeschichtlich nicht genügend, so dass ein sicheres Urtheil schwer zu gewinnen ist, doch ist die Wahrscheinlichkeit nahe gelegt, dass in bestimmten Fällen eine weitgehende Anpassung an das Substrat vorkommen kann.

Bei Bacillus megaterium, dessen kürzeste Glieder nach der Theilung an sich schon nicht ganz leicht zu beurtheilen sind, beobachtete de Bary [2]), dass die glatten cylindrischen Stäbchen in deutlich gegliederte und in Ketten verbunden bleibende isodiametrische Zellen zerfallen können, wenn die Kulturen durch andere Bakterien verunreinigt waren. Da „die torulöse Kettenform durch reinere Kultur wieder in jene der glatten Stäbchen übergeführt werden" konnte, waren diese isodiametrischen Glieder vermuthlich eine lebenskräftige „Kokkenform" und keine Degenerationsform.

In diesem Falle würde erst die Concurrenz mit anderen Bakterien im Stande sein, den unter normalen Verhältnissen nicht eintretenden Zerfall in isodiametrische Glieder herbeizuführen, während die Bacillen sonst nur in Form von kurzen und langen Stäbchen und von Fäden vorkommen. Diese normalen Formen ändern sich übrigens mit Aenderung der Aussenbedingungen fast gar nicht in ihren Dimensionen.

Dass die isodiametrischen Glieder, also eine ganz neue Form, etwa eine besonders leistungsfähige vegetative Form vorstellen, hat de Bary nicht beobachtet, sondern im Gegentheil diese Form nur gefunden, wenn andere Arten leistungsfähiger waren und Bacillus megaterium nicht seine grössten vegetativen Leistungen entfaltete, sondern im Kampfe ums Dasein unterlag. Der wirkliche Werth dieser Form ist damit aber noch nicht ermittelt. Zunächst ist es in Bakteriengemischen sehr schwer mit Bestimmtheit zu sagen, dass

---

[2]) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, S. 503.

alle Stäbchen ausnahmslos zerfallen und dass nicht vielleicht einige unveränderte Stäbchen vorhanden sind, oder dass sich beim Erliegen gegenüber den anderen Bakterien nicht vielleicht Sporen gebildet haben, von denen dann später die neuen Generationen ihren Ursprung nehmen können. Aber selbst wenn diese beiden Einwürfe bestimmt ausgeschlossen sind, können vielleicht neue Kulturen gelingen, wenn man nicht lange mit dem Umzüchten wartet nach dem Eintreten dieses Zerfalls, während bei längerem Warten die Kulturen vielleicht definitiv wirkungslos geworden sind.

Es ist wohl von de Bary gezeigt, dass unter ungünstigen Verhältnissen eine andere wenig leistungsfähige Form auftreten kann, aber es ist damit nicht entschieden, dass diese Form eine wirkliche Anpassung an diese neuen Verhältnisse ist, sondern man muss die Möglichkeit offen halten, dass das Auftreten dieser neuen Form im Gegentheil das erste sichtbare Zeichen ist, dass die Art unter diesen Verhältnissen sich nicht wirklich anzupassen vermag, sondern dass sie im Kampfe ums Dasein erliegt. Die Kokkenform kann unter den angegebenen Verhältnissen den Beginn einer Degeneration der Kultur anzeigen, welche allmählich zu einer vollständigen Vernichtung der Kultur führt, während in früheren Stadien noch die Möglichkeit einer Rückführung in lebensfähige Kulturen gegeben ist. Beobachtungen über die Entstehung der Degenerationsformen von Milzbrand-, Heu- und Kommabacillen machen mir diesen Schluss wahrscheinlich.

Für die Typhusbakterien ermittelte Gaffky [1], dass die einzelnen Stäbchen in Blutserum und Fleischinfus trotz energischen Wachsthums geringere Dimensionen haben als auf Kartoffeln und Nährgelatine und eine geringere Neigung zur Bildung von Fäden zeigen. Auch bei ausgesprochenen Kokkenformen ist eine Schwankung in der Dimension der einzelnen Zellen für die Mikrokokken der Gonorrhoe von Bumm [2]) angegeben worden.

Eine sehr weitgehende Anpassungsfähigkeit an geänderte Aussenbedingungen ist für die sogenannten Kommabacillen behauptet worden.

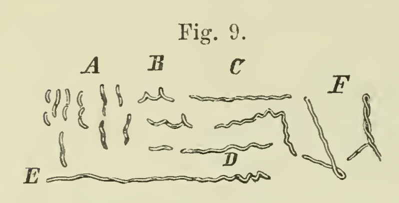
---

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1884, S. 389.

[2]) Der Mikro-Organismus der Gonorrhoischen Schleimhaut-Erkrankungen, 1885, Seite 32.

Das vegetative Stadium dieser Bakterien, Fig. 9, A, wird von scheinbar einfach gekrümmten, in Wirklichkeit aber leicht schraubig gedrehten Stäbchen gebildet, ähnlich wie bei den Vibrionen Fig. 3, C und Spirillen Fig. 4, A, b und c; bei dem Zusammenbleiben entstehen zunächst *s*-förmige kurze Fädchen, Fig. 9, bei A, wie bei den Vibrionen Fig 1, F und Spirillen Fig. 1, K, Fig. 4, A, a' und a''. Häufig wachsen aber auch die Kommabacillen, wie Koch[3]) von Anfang an und vollständig correct angegeben hat, „zu mehr oder weniger langen Fäden aus. Sie bilden dann aber nicht gerade Fäden, wie andere Bacillen, z. B. die Milzbrandbacillen, oder wie es nach dem Aussehen des mikroskopischen Bildes erscheinen könnte, einfach wellenförmig gestaltete Fäden, sondern sehr zierliche, lange Schrauben, die, was ihre Länge und ihr übriges Aussehen anbetrifft, die grösste Aehnlichkeit mit den Recurrens-Spirochäten haben. Ich würde sie, wenn man beide neben einander hätte, nicht von einander unterscheiden können. Wegen dieser eigenthümlichen Entwicklungsform neige ich mich auch der Ansicht zu, dass der Kommabacillus gar kein echter Bacillus ist, dass er eigentlich eine Uebergangsform zwischen Bacillen und Spirillen bildet. Möglicherweise handelt es sich hier sogar um ein ächtes Spirillum, von dem wir ein Bruchstück vor uns haben. Man sieht auch bei anderen Spirillen, z. B. Spirillum undula, dass ganz kurze Exemplare nicht eine vollständige Schraubenwindung bilden, sondern nur noch aus einem kurzen Stäbchen bestehen, welches mehr oder weniger gekrümmt ist".

Fig. 9.



Gegenüber einigen unklaren morphologischen Angaben, welche durch den rasch populär gewordenen Laboratiumsausdruck „Kommabacillus" hervorgerufen waren, erklärte ich bald darauf auf der Naturforscherversammlung zu Magdeburg 1884[1]), dass man die

---

[1]) Conferenz zur Erörterung der Cholerafrage. Berl. klien. Wochenschrift und deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 31.

[2]) Tageblatt, S. 222 und Deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 40.

Kommabacillen wegen ihrer Wuchsformen wohl am besten als Vibrionen bezeichnen würde.

Lang bevor also Gegner von Koch in die Lage kamen etwas über diese Bakterien mittheilen zu können, waren die wichtigsten morphologischen Kriterien der „Kommabacillen“ von Koch und mir vollständig erkannt und richtig gestellt, so dass der Eifer mit dem besonders Gruber[1]) den Namen „Kommabacillus“ benützt um Koch und seinen Schülern eine Lection über Morphologie der Bakterien im Allgemeinen und die der Vibrionen im Speciellen zu ertheilen, mehr komisch wirken musste, weil diese Belehrung gar zu sehr post festum kam. Als Wuchsformen der von Koch bei cholera asiatica gefundenen Bakterien waren demnach, als in den normalen Entwicklungskreis der Art gehörig sicher gestellt, das kommaähnlich gekrümmte, schraubige Stäbchen und der schraubige Faden. Dieselben Formen wurden von Koch[2]), van Ermengem[3]), Gruber, Buchner[4]), Finkler und Prior[5]) für die von letzteren bei Cholera nostras einige Mal beobachteten, von ihnen morphologisch zuerst[6]) nicht vollständig erkannten Kommabacillen gefunden. Dasselbe beobachtete Deneke[7]) bei einer aus Käse kultivirten ähnlichen Art.

In verschiedenen Medien wollen nun Gruber und Buchner einen grösseren Formenkreis beobachtet haben, indem sie bei den Finkler-Prior'schen Bakterien übereinstimmend bisweilen neben den schon erwähnten Formen auch „Kugel-, Spindel- und Flaschenformen“ und „Monadenformen“ fanden und zwar derart, dass dieselben in bestimmten Medien mit besonderer Vorliebe wiederkehrten; Gruber ist in der Deutung dieser Befunde kurz entschlossen und findet, allerdings dabei wie sein Lehrer Nägeli, Cohn's Argumente

[1]) Wiener med. Wochenschrift, 1885, No. 9 und 10.

[2]) Deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 45.

[3]) Recherches sur le microbe du choléra asiatique, 1885.

[4]) Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München, I, 1885, S. 1.

[5]) Forschungen über Cholerabakterien, 1885.

[6]) Deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 36 und 39, Tageblatt der Naturforscher-Versammlung zu Magdeburg, 1884, S. 216.

[7]) Deutsche med. Wochenschrift, 1885, No. 3.

vollständig missverstehend und angeblich gegen Koch's Auffassung „durch das Berichtete sei der Beweis für die Variabilität der Bakterien erbracht. Kokkus, Bakterium, Spirillum u. s. w. sind Wuchsformen, nicht Artunterschiede“. Buchner würdigt diese Formen etwas genauer und vermag in ihnen nur „pathologische Zustände“ zu erblicken und hält die von ihm und Gruber beobachteten Formen „mit Ausnahme der Schraubenstäbchen und Spirillen“ für Degenerationsformen.

Schon Koch hatte bei seinen Kommabacillen derartige Degenerationsformen gefunden, in noch grösserer Ausdehnung van Ermengem und Ferran[1]), welcher Letzterer dieselben sogar als Fructificationsorgane aufgefasst und die Kommabacillen deshalb als eine Peronospora erklärt hatte. Fast dieselben Formen wie Buchner und Gruber habe ich bei beiden Arten und in etwas geringerem Maasse auch bei den Deneke'schen Bakterien gefunden, aber immer als entschieden entartete Formen. Zweifellos geht aus der Gesammtheit dieser Beobachtungen hervor, dass Koch die normalen Formen vollständig richtig erkannt hat und dass in der normalen Entwicklung als Wuchsformen nur kürzere und längere Schraubenstäbchen und kürzere und längere Schraubenfäden vorkommen.

Die pathologischen Formen haben mit einer Anpassung an geänderte Aussenbedingungen nichts zu thun, da die wirkliche Anpassung als eine physiologische Erscheinung beweist. dass die Formveränderung eine günstige ist. Ein Absterben und Degeneriren kann man doch nur cum grano salis mit Anpassungserscheinungen vergleichen und die dabei auftretenden Formen sind ein sichtbares Zeichen, dass die Anpassung an die geänderten Verhältnisse nicht gelingt, sie sind ein Zeichen des Absterbens, aber nicht, wie es die Anpassung ist, ein Zeichen gesunden Lebens unter geänderten Bedingungen.

Es würde demnach noch zu prüfen sein, ob die normalen Entwicklungsformen der Schraubenstäbchen und schraubigen Fäden sich

---

[1]) Zeitschrift für klinische Medicin, 1885, Bd. IX, S. 375.

im Sinne einer wirklichen Anpassung zu verändern vermögen. Dies geschieht zweifellos in geringem Maasse. Die Form der kommaähnlich gekrümmten Schraubenstäbchen der drei Arten ändern sich in ihren Dimensionen in verschiedenen Substraten etwas, so dass die Formen unter einander in manchen Medien sich ähnlicher sehen als in anderen. Finkler und Prior bemühen sich daraus auf tiefere Aehnlichkeiten zu schliessen, während Buchner und Gruber bestimmt erklären, dass dadurch die Differentialdiagnose kaum erschwert wird und die verschiedenen Kommabacillen trotz aller Aehnlichkeiten differente Organismen sind, wie es zuerst Koch und van Ermengem durch Kulturversuche sicher gestellt hatten, nachdem ich bereits vorher auf kleine morphologische Differenzen aufmerksam gemacht hatte.

Wenn wir, wie ich l. c. angeführt hatte, „jetzt schon lange nicht mehr auf dem Standpunkte stehen, aus einer noch so grossen Formähnlichkeit unter dem Mikroskope allein eine Analogie oder gar Identität herzuleiten“, und wenn wir unter Beachtung aller uns zugänglichen Formmerkmale nach den von Cohn seit 1872 wiederholt dargelegten und auch von Koch öfters betonten, erweiterten und präcisirten Anschauungen in der Gesammtheit aller Formen wesentliche Differenzen bei den verschiedenen Arten der Kommabacillen treffen, so wird die angebliche Widerlegung der Anschauungen von Koch durch Gruber nur zu einer unfreiwilligen Bestätigung der Richtigkeit derselben, wenn Gruber erklärt, dass „die morphologische Charakteristik der Art nicht aus einer einzigen Wuchsform, sondern aus der Gesammtheit derselben abzuleiten“ sei. Auch Buchner hat sich von der unrichtigen Auffassung der Cohn'schen Ansichten über Formconstanz noch nicht ganz frei gemacht, wenn er sagt: „Jemand, der auf das blosse mikroskopische Bild hin diese Spindel-, Monaden- und Flaschenformen gemäss der Theorie der Formconstanz für ganz verschiedene Arten erklären würde, würde sich dadurch des grössten Irrthums schuldig machen.“

Eine auffälligere Anpassung an die Aussenbedingungen macht sich bei den Schraubenformen geltend. Man findet nach Buchner, Gruber, Finkler und Prior bei den Bakterien der letztgenannten Autoren, aber ebenso entschieden auch bei den Koch'schen Komma-

bacillen nach meinen Ermittelungen[1]) Differenzen, welche mit den Auffassungen von Cohn über die Constanz der Schraubenform nicht in Einklang zu bringen sind. Je nach dem Stadium der Entwicklung und der Schnelligkeit der Bildung, dem Chemismus des Nährbodens und den mechanischen Verhältnissen desselben gleicht die Schraube bisweilen scheinbar einem wellig geschlängelten Faden, bald einer flach ausgezogenen Schraube, bald einer weit, Fig. 9, C, bald einer eng gewundenen Spirale, B. Bisweilen liegen einige Schraubengänge so dicht aneinander, dass man an Ehrenberg's Spirodiscus erinnert wird. Die Fäden können bisweilen Schlingen bilden oder sich peitschenschnurartig umeinander aufrollen, F. Bald sind die Fäden flexil, C, bald starr und formbeständig, B. Im Allgemeinen sind die einzelnen Fadenfragmente mehr einheitlich, doch kommen auch Fäden vor, an denen zwei, D, und selbst drei, E, verschiedene Schraubenformen sich finden.

Dass ähnliche Verschiedenheiten bei einer bis jetzt vielfach als einheitlich und charakteristisch aufgefassten Form, wie es die Schraubenform nach Cohn sein soll, vorkommen, war bei den Schraubenbakterien nicht ermittelt und etwas Aehnliches nur für die schraubigen Fäden von Beggiatoa, Crenothrix und Cladothrix durch Zopf mitgetheilt. Die Schwierigkeiten, welche Cohn schon gefunden hatte bei der Abgrenzung seiner Gattung Vibrio gegen die Spirobakteria, die schon mitgetheilte Unmöglichkeit, zwischen Cohn's Gattungen Spirillum und Spirochaete eine durchgreifende Differenz zu finden, sind hiermit definitiv in dem Sinne erledigt, dass die Form der Schraube wesentlich durch die Aussenbedingungen veranlasst wird, sodass keine qualitativen Unterschiede zwischen den zu den Formgattungen Vibrio, Spirillum und Spirochaete gehörigen Formen der schraubigen Fäden zu ziehen sind.

Die grosse Unsicherheit in der systematischen Stellung der Kommabacillen macht sich, wenn man nur die Formen berücksichtigt, in den verschiedensten Auffassungsweisen bemerkbar. Im Sinne des Grundgedankens der Cohn'schen Terminologie hatte ich zuerst die Bezeichnung Vibrio als Gattungsbezeichnung gebraucht und zur

---

[1]) Fortschritte der Medicin, III, 1885, No. 19.

Definition dieser Gattung die beiden Formen des schraubigen Stäbchens und des schraubigen Fadens für nöthig gehalten. Ebenso verfuhren später Buchner und Gruber. Koch war wieder mehr geneigt den schraubigen Faden, also eine der auftretenden Formen, als das eigentliche Analogon des ächten Spirillum aufzufassen und in den schraubigen Stäbchen, der anderen auftretenden Form, Bruchstücke eines solchen Spirillum zu sehen, wobei diese Bruchstücke ihm wie eine Uebergangsform zwischen Bacillen und Spirillen erschienen. Später[1]) ist Koch der Meinung, „dass die Unterschiede zwischen Bacillen und Spirillen noch nicht genügend festgestellt sind“ und hält es für verfrüht, „jetzt schon derartige strikte Trennungen machen zu wollen“. Diese Angaben von Koch zeigen zweifellos, dass, wenn man die Gattungsbezeichnungen Bacillus und Spirillum von Cohn im Sinne von einzelnen Formen gebraucht, Schwierigkeiten entstehen, welche Cohn dadurch versucht hatte zu umgehen, dass er seine Gattungen durch mehrere Formmerkmale bestimmte. Deneke endlich stellt bei den von ihm aus Käse kultivirten Kommabacillen, seinen sogenannten Käsespirillen, den Einzelindividuen der schraubigen Stäbchen die Spirillenfäden gegenüber.

Hätte man keine anderen Anhaltspunkte, so müsste man mit dieser Erkenntniss alle Schraubenformen, soweit sie nicht in den Entwickelungskreis anderer Gattungen und Arten, wie Beggiatoa oder Cladothrix, gehören, in eine einzige Formgattung vereinigen und die Formmerkmale von Cohn würden nicht einmal genügen, um innerhalb dieser einen Gattung Formarten zu unterscheiden, sondern zur Bestimmung der einzelnen Formarten müssten mehr Wuchsformen berücksichtigt werden, als Cohn zur Bestimmung der Formgattungen Vibrio, Spirillum und Spirochaete angeführt hat. Dieses proteusartige ist allen Schraubenbakterien eigen und die Ermittelung dieser Veränderungen der Schraubenform durch die Aussenbedingungen ist eine der wesentlichsten Berichtigungen der Formgattungen von Cohn. Eine Zusammensetzung der schraubigen Stäbchen und Fäden aus isodiametrischen Gliedern, welche Gruber sich bemüht als wahrscheinlich hinzustellen, hat Gruber selbst nicht

[1]) Conferenz zur Erörterung der Cholera-Frage, II, Berlin. klin. Wochenschrift und deutsche med. Wochenschrift 1885, No. 37.

bewiesen, und ich beobachtete in dieser Hinsicht eben so grosse Differenzen wie bei den Bacillen und fand bald kürzere, bald längere Glieder.

Wenn Gruber meint, „Jedem bestimmten Komplexe von Ernährungsbedingungen entspricht eine bestimmte Wuchsform der Bakterienart“, so ist dies für die Kommabacillen bestimmt nicht der Fall, wenn man die pathologischen Formen ausser Acht lässt, da in allen Medien Schraubenstäbchen und schraubige Fäden vorkommen.

Von Neelsen[1]) wurde angegeben, dass die Bakterien, welche die sogenannte blaue Milch hervorrufen, in verschiedenen Medien ganz verschiedene Entwickelungscyklen durchmachen sollen derart, dass in einzelnen Medien Gonidien, in anderen Sporen, in anderen eine Chrookokkusform sich bilden soll. Diese Angabe, nach der also jedem bestimmten Komplexe von Ernährungsbedingungen sogar ein bestimmter Formenkreis entsprechen sollte, konnte ich[2]) bei Vermeidung der Versuchsfehler von Neelsen widerlegen durch den Nachweis, dass in allen Medien dieselben Formcyklen sich bilden, dass nur die Gruppirung der Zellen zu Zoogloeen und Fäden etwas durch die Verschiedenheit der Medien beeinflusst wird und die Dimensionen der Einzelglieder sich nach den chemischen und mechanischen Verhältnissen des Nährbodens etwas ändern.

Hauser[3]) beobachtete bei drei Bakterienarten, welche stinkende Fäulniss hervorriefen, auf alkalischem festen Nährboden kuglige und elliptische Zellen, kürzere und manchmal auch längere Stäbchen und durch Zusammenbleiben der Glieder Fäden, welche gerade oder wellig gebogen waren und bisweilen sich peitschenschnurartig umeinander aufrollten; bei zwei der Arten fand er auch einige Mal schraubige Fäden, doch bildeten sich die Schrauben, Schleifen und Umschlingungen nicht constant aus.

Das vegetative Stadium war auf und in den alkalischen Medien durch die Kurzstäbchenform repräsentirt und zwar durch dieselben Formen, welche bereits Cohn für Bakterium termo, Fig. 1 A, an-

---

[1]) Studien über blaue Milch. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, III. Heft 2, 1880, S. 187.

[2]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1884, S. 364.

[3]) Ueber Fäulnissbakterien und deren Beziehungen zur Septicämie, 1885.

gegeben hat; in sauren Medien traten dieselben vegetativen Formen auf. Die vegetativen Formen wurden in ihrem Habituseindruck durch den Wechsel der Ernährungsbedingungen nicht wesentlich beeinflusst und es traten in günstigen und ungünstigen Medien nur die Formen des Bakterium termo auf, ohne dass diese vegetativen Formen sich in ihren Dimensionen wesentlich änderten oder gar ganz andere vegetative Formen sich ausbildeten. Nur ein Unterschied machte sich bemerkbar dadurch, dass in sauren Medien das Wachsthum dürftig blieb und die Kultur sich schnell erschöpfte, während in alkalischen Medien die Stäbchen zu Fäden auswuchsen. Es wurden bei diesen Bakterien durch „geeignete Modification des Nährbodens“ nicht die einzelnen Formen, sondern „die Mannigfaltigkeit des Formenkreises“ derart beeinflusst, dass der gesammte Formencyklus der Art nur in wenigen günstigen Medien auch ganz zur Entwicklung kam, während in ungünstigen Medien nur ein Theil der Formen sich einstellte. Diese ausfallenden Formen waren aber nicht die wichtigen vegetativen Formen, sondern die Ruheformen, welche Cohn bereits 1872 wenigstens „theils von äusseren Verhältnissen“ abhängig hingestellt hatte. Dass diese Formen an sich, wo sie zur Ausbildung kamen, durch Wechsel der Aussenbedingungen in ihren Dimensionen beeinflusst wurden und sich anpassten, hat Hauser nicht ermittelt. Der einzige Schluss aus den Mittheilungen von Hauser, für den er selbst ausreichende Beobachtungen angegeben hat, ist der, dass unter ungünstigen Umständen eine Erschöpfung der Bakterienvegetation eintreten kann, ehe dieselbe den ganzen, ihr unter günstigen Umständen zugänglichen Formenkreis durchlaufen haben.

Etwas Aehnliches ermittelte auch Falkenheim[1]) für eine andere Bakteriengattung. Aus Magensaft, welcher die bekannten Packete der Magensarcine reichlich enthielt, hatte er eine Art isolirt, welche auf verschiedenen Nährgelatinen, auf Kartoffeln, in Blutserum Kokken, Doppelkokken und bisweilen zu 4 in einer Fläche angeordnete Zellen, Tetraden, biltete. In neutralem Heuinfus ent-

---

[1]) Ueber Sarcine. Arch. f. experimentelle Pathologie und Pharmakologie. 1885, Bd. 19.

wickelten sich neben diesen Formen und sie an Zahl übertreffend ausgesprochene packetförmige, eingeschnürten Waarenballen ähnliche Conglomerate von 8 Zellen, welche nicht flächenartig, sondern wie die ächte Sarcine nach den drei Dimensionen des Raumes angeordnet waren. Die Grösse der Zellen schwankte etwas nach den Ernährungsverhältnissen. In diesem Falle trat also das Höhenstadium der Formen nicht in allen Medien, sondern nur in bestimmten Medien ein.

In allen bisher betrachteten Fällen ging die Anpassung der Formen in keinem einzigen Falle so weit, dass die einzelnen Formen als schlechthin veränderlich hätten bezeichnet werden können, sondern die Veränderungen der Formen erwiesen sich wesentlich nur als Veränderungen der Dimensionen in Folge günstiger oder ungünstiger Ernährungsverhältnisse. Die Zugehörigkeit der Formen zu bestimmten Gattungen oder Formarten war durch die Eigenthümlichkeiten der Formen immer möglich. Der geringere oder grössere Formenkreis der einzelnen Arten brachte für die physiologische Variationsbreite der einzelnen Formen keine principiellen Differenzen.

Es giebt relativ einförmige Arten, deren einzelne Formen sich nicht sichtbar ändern, während bei anderen solchen Arten die einzelnen Formen bei Aenderung der Aussenverhältnisse deutlich in ihren Dimensionen und dem Verhältniss von Länge zur Breite wechseln. Ebenso giebt es unter den pleomorphen Arten solche, deren einzelne Formen sich wenig oder scheinbar garnicht anpassen, während bei anderen die einzelnen Formen sich etwas ändern bei Aenderung der Aussenbedingungen. Diese wirkliche Anpassung der Form an das Substrat ist keine willkürliche, sondern ist für jede Art specifisch und beweist damit, dass die Formdifferenzen der Arten wahrscheinlich primäre Artunterschiede darstellen. Die Constanz, mit der solche kleine Formabweichungen eintreten können, giebt zur Differentialdiagnose neue Anhaltspunkte bei solchen Arten, deren Formen auf einzelnen Medien bis zur Verwechslung ähnlich sein können.

Die relative Einförmigkeit oder der bis jetzt nicht nachgewiesene Monomorphismus beweist an sich nicht, dass diese Formen deshalb ganz besonders constant und unveränderlich sein müssen, wenn sich die Aussenbedingungen ändern. Ebensowenig beweist auch der ent-

schiedenste Polymorphismus an sich, dass die einzelnen Formen der pleomorphen Arten wegen des Pleomorphismus besonders variabel sein müssen. Der extremste Polymorphismus hat an sich mit Variabilität der einzelnen Formen ebensowenig zu thun, wie etwa der Monomorphismus mit absoluter Formconstanz.

Wenn auch die einzelnen Formen sich bald mehr bald weniger mit den Aussenbedingungen ändern können und wenn es auch möglich ist, dass nicht in jedem Medium der ganze Entwicklungskreis der Art zur Erscheinung kommt, so tritt doch unter denselben Aussenverhältnissen immer ein ziemlich scharf bestimmter, bald enger, bald weiter Formenkreis auf. Unter den Formen dieses Entwicklungscyklus kehrt, gleichgültig welche Veränderungen die Form bei ihrer Entwicklung durchmacht, die vegetative Form so regelmässig und typisch wieder, dass sie zur Artbestimmung nach wie vor die Wichtigkeit hat, welche ihr Cohn bereits 1872 unter der Gesammtheit der Formen zuwies. In diesem engbegrenzten Sinne ist die Form der Einzelzellen genügend constant, um bei der Artbestimmung und der Gruppirung der Gattungen mit verwerthet zu werden.

Aber sowohl die Constanz der Formen unter gleichen Aussenverhältnissen als die Abweichungen unter geänderten Bedingungen, d. h. die Gesammtheit aller Formen und Formeigenthümlichkeiten gestattet an sich keine naturhistorischen Arten, sondern nur Formarten abzugrenzen und auf diese Weise eine Summe specifischer Merkmale zusammenzufassen.

VII.

Welchen Einfluss haben Veränderungen der Funktion auf die Form? Arten, Varietäten und Ernährungsmodificationen.

Während bei den bisher betrachteten Fällen die Constanz oder Variabilität der Formen unter Verhältnissen vorhanden war, bei denen die Function keine wesentliche Alteration erfuhr, giebt es auch andere Fälle, bei denen das wesentlichste Merkmal eine zufällige oder absichtliche Aenderung der Function ist. Diese Aenderung kann so weit gehen, dass die verursachenden Bakterien sich functionell sehr scharf von der ursprünglichen Art unterscheiden.

Sind nun die so entstandenen Modificationen einer Bakterienart ohne jede Aenderung der Form entstanden, sodass sie etwa dem entsprechen, was Cohn physiologische Arten nannte? Sind die physiologisch anders wirkenden Bakterien morphologisch ebenso wie die Art, aus der sie hervorgegangen sind? Sind die Formen einer solchen physiologischen Modification starr oder passen sie sich der geänderten Function in demselben oder einem höheren Grade an, wie bei den schon in Betracht gezogenen Aenderungen der Ernährung, gehören die Formen einer Ernährungsmodification, oder, nach dem üblichen Ausdrucke, einer Rasse der ursprünglichen Art an? Oder geht mit der Aenderung der Function die Anpassung der Form so weit, dass die Endglieder wie differente Formarten erscheinen, so dass eine wirkliche Umzüchtung der Form, ein Transformismus vorliegt?

Zuerst hatte wohl Pasteur[1]) das Unwirksamwerden von Kulturen der Bakterien der sogenannten Hühnercholera im Sinne einer functionellen Aenderung bei Gleichbleiben der Formmerkmale erklärt. Die ursprünglich sehr virulenten Kulturen waren nach einiger Zeit, ohne dass besondere Eingriffe erfolgten, weniger wirksam und schliesslich unwirksam geworden. Ein Eingehen auf die von Pasteur hiermit in Zusammenhang gebrachte

---

[1]) Comptes rendus 1880, T. 90, S. 234, 952 und 1030, T. 92, 1881, S. 426.

Frage nach der Schutzimpfung, welche solche abgeschwächte Kulturen gegen die virulenten Organismen gewähren, muss ich mir hier selbstverständlich versagen. Während Pasteur ganz sicher zu sein schien, dass seine Kulturen zweifellose Reinkulturen waren, dass also die Aenderung der Funktion auch nur die eine virulente Art betroffen haben könnte, war Löffler[1]) geneigt anzunehmen, dass es sich nur scheinbar um die Abnahme der Virulenz einer bestimmten Art gehandelt habe, und dass wahrscheinlich die virulente Art durch eine nicht virulente überwuchert worden war. Kitt[2]) machte die Annahme von Löffler für diesen Fall wahrscheinlich, da bei seinen Versuchen die Kulturen dieser Organismen, wenn sie wirklich rein waren, erheblich länger vollständig virulent blieben.

Dass Aenderungen der Funktion vorgetäuscht werden können, hatte Gaffky[3]) beim m. prodigiosus experimentell gegen Wernich festgestellt, welcher letztere bald besseres, bald schlechteres Wachsthum dieser Art als Steigerung oder Abschwächung der Infectionskraft aufgefasst hatte, während Gaffky volle Wirkungsfähigkeit der Kulturen fand, wenn dieselben rein waren, während mangelhafte Entwicklung und Wirkung bei Verunreinigung mit anderen Bakterien sich einstellte. Auch bei den Bakterien der Kaninchen-Septikaemie fand Gaffky ähnliches, sodass er l. c. S. 126 zum Schlusse kommt: „Hier wie dort bedeutet das „Degeneriren der Ansteckungsfähigkeit“ Ueberwucherung durch andere lebensfähige Organismen; hier wie dort ist die höchste Steigerung der Virulenz identisch mit der Reinkultur.“

Fast gleichzeitig und unabhängig von einander ermittelten Pasteur[4]) und Buchner[5]), dass ihre Milzbrandkulturen unwirksam wurden, wenn sie bestimmten Kulturbedingungen unterworfen

---

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1881, S. 137

[2]) Jahresbericht d. K. Central-Thierarznei-Schule in München pro 1883 bis 1884; 1885, S. 84.

[3]) Mittheilungen, I, 1881, S. 122.

[4]) Comptes rendus, T. 92, 1881, S. 209, 266, 429.

[5]) Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums aus den Heupilzen. Neu abgedruckt in Nägeli's Untersuchungen über niedere Pilze, 1882, S. 140.

wurden. In der Methode der Kulturen liegt wohl ausschliesslich der Grund, dass beide Beobachter dieselbe Thatsache morphologisch in so verschiedener Weise deuteten. Pasteur erklärte vom ersten Momente an bestimmt, dass es sich in seinen Versuchen nur um Abnahme der Virulenz bei Gleichbleiben der Formmerkmale der Milzbrandbacillen handele.

Buchner fand zuerst bei anderer Versuchsanordnung dasselbe wie Pasteur, „eine unzweifelhafte Abnahme der infectiösen Wirksamkeit“ ohne Aenderung in der morphologischen Beschaffenheit, in der Sporenbildung, in der Wachsthumsart in verschiedenen Nährlösungen und in den chemischen Eigenschaften. Aber hier machte Buchner nicht halt. Als er die Kulturen weiter fortsetzte vollzogen sich gradatim morphologische Aenderungen, und schliesslich erhielt Buchner eine Form, welche sich mikroskopisch und makroskopisch in nichts von den Kulturen des Bacillus subtilis unterschied. Auch umgekehrt will Buchner den Bacillus subtillis in den Milzbrandbacillus umgewandelt haben. Buchner will also gefunden haben, dass sich die Milzbrandbacillen unter Auftreten von Uebergangsformen in Heubacillen und vice versa verwandelten. Buchner stellte damit der Abschwächung der Function von Pasteur den Transformismus gegenüber. So mussten die Angaben von Allen verstanden werden, so sind sie z. B. noch vor Kurzem von Dallinger[3]) verstanden worden.

Die Möglichkeit zwei differente Bakterien, wie es Milzbrand- und Heubacillen sind, in einander umzuwandeln setzte voraus, dass dieselben keine differente Arten, sondern nur Modificationen einer Art sind. Die von Koch wiederholt betonten morphologischen Differenzen der beiden Bakterien mussten zunächst als unbedeutend und inconstant hingestellt werden. Buchner kannte morphologische und biologische Differenzen recht wohl, aber er versuchte dieselben einfach als Anpassungserscheinungen zu deuten. Dass dieser Versuch, soweit die Formen allein in Frage kommen, höchst mangelhaft motivirt war, habe ich schon früher, S. 46, gezeigt.

---

[3]) Journal of the Royal Microscopical Society, 1885, Ser. II, Vol. V, S. 181.

Buchner kannte einige Differenzen in der Resistenz der Sporen beider Bacillen gegen Hitze, aber er hielt doch die Sporenbildung beider für identisch und damit die Frage der Zugehörigkeit beider Bakterien zu einer Art entschieden. Umgekehrt überträgt Brefeld[1]) seine Ermittelungen über die Bildung und Auskeimung der Sporen bei Bacillus subtilis „ohne Weiteres“ auf die Milzbrandbacillen, weil durch Buchner's Experimente die Uebergangsfähigkeit der einen Form in die andere erwiesen sei. Indem Brefeld so die nur direct lösbare Aufgabe der Entwickelungsgeschichte des Bacillus anthracis umging und durch die Schlussfolgerungen aus Buchner's Experimenten als gelöst darstellte, wurde das vollständige Ignoriren der Entwickelungsgeschichte beider Arten nachträglich sanctionirt und Buchner's Erklärung, dass die Formmerkmale beider Bakterien schlechthin veränderliche sind, als wissenschaftlich berechtigt erklärt.

Koch[2]) hielt demgegenüber daran fest, dass die Formen der beiden Bakterien nicht schlechthin veränderlich sind, sondern die morphologischen Differenzen auf primäre Artunterschiede hinweisen. Auch die Differenz in der Resistenz der Sporen deutete darauf hin, ebenso ist das Optimum und Minimum der Temperatur für Bildung und Auskeimung der Sporen bei Milzbrandbacillen nach Koch ein entschieden anderes als nach Brefeld bei den Heubacillen. In dieser Weise kam Koch zu dem Schlusse, dass in Buchner's Versuchen nicht die Milzbrandbacillen in die nahestehenden Heubacillen verwandelt worden seien, sondern dass die Milzbrandbacillen durch die artlich verschiedenen Heubacillen, welche sich in die Kulturen eingeschlichen hatten. verdrängt worden waren. Die Umzüchtung der Heubacillen in die Milzbrandbacillen, welche übrigens seit Koch's Kritik nicht mehr gelungen zu sein scheint, fasste Koch auf als ein Verdrängen der Heubacillen durch die artlich differenten Bacillen des malignen Oedems.

Bei dieser Sachlage war nicht genügend sicher zu erkennen, ob bei Buchner's Versuchen die Abnahme der Virulenz durch Ab-

[1]) Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, II, 1881, S. 48.

[2]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, I, 1881, S. 68.

schwächung oder durch Ueberwuchern durch andere Bakterien erfolgte oder ob es sich dabei, wie ich andeutete[1]), „um eine Combination von Abschwächung der Milzbrandbacillen mit gleichzeitigem Auftreten von Heubacillen“ handelte. Es konnten nach Koch's Kritik sogar successive Verwechslungen von drei ächten Arten stattgefunden haben, welche Buchner nur als drei Ernährungsmodificationen oder differente Anpassungsformen einer einzigen Art aufgefasst hatte, und da Buchner die Umzüchtung der Heubacillen in Milzbrandbacillen später nicht mehr berücksichtigte, blieben mindestens noch zwei Arten resp. zwei Modificationen einer Art übrig.

Bei seinem Versuche, die Priorität der Beobachtung der Abnahme der Virulenz der Milzbrandbacillen Pasteur gegenüber für sich zu reclamiren, erklärte Buchner[2]) seine Umzüchtung der Milzbrandbacillen in die Heubacillen als eine „Umänderung der Milzbrandbakterien in unschädliche, morphologisch gleichgeartete Bakterien“.

Später stellte Prazmowski[3]) fest, dass die Milzbrandbacillen und Heubacillen ganz differente Arten sind, dass die schon angeführten Differenzen der Sporen der beiden Bakterien noch verschärft werden durch eine differente Auskeimung der Sporen. Hiermit ist definitiv widerlegt, dass sich Milzbrandbacillen in Heubacillen umwandeln lassen und die ganze Frage definitiv in dem Sinne von Pasteur entschieden, dass es sich um eine Abschwächung der Milzbrandbacillen handelt. Zugleich ist aber gezeigt, dass mindestens ein Theil der von Koch immer betonten Formverschiedenheiten der beiden Bakterien auf primäre, artliche Formdifferenzen hindeutet. Die „nicht pathogene Form der Milzbrandbakterien“, welche sich aus den virulenten Kulturen entwickelte, zeigte nach Prazmowski „dieselben morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Charaktere, wie die ächten, giftigen Milzbrandbakterien. Ihre Stäbchen sind unter den gleichen Bedingungen von derselben

---

1) Forschritte der Medicin, 1883, S. 410.

2) Virchow's Archiv, 1883, Bd. 91, S. 410.

3) Biologisches Centralblatt, 1884, Nr. 13.

Form und Grösse, zeigen sich durch die gleichen schwerfälligen Eigenbewegungen aus und bilden Sporen von derselben anatomischen Beschaffenheit, die in gleicher Weise auskeimen". Dass die im Allgemeinen unbeweglich erscheinenden Milzbrandbacillen bisweilen eine geringe Eigenbewegung zeigen können, hatten früher schon Frisch und Ewart gefunden, doch ist die Differenz dieser Bewegung gegenüber der Bewegung der Heubacillen beträchtlich.

Hiermit ist aber die Frage noch nicht erledigt, ob denn gar keine Aenderungen der Form bei der Abschwächung stattfinden. Zunächst finden die kleinen Aenderungen der Dimension bei Aenderung des Nährbodens statt, wie auch bei den virulenten Bakterien, S. 48. Hiervon abgesehen, finden Koch, Gaffky und Löffler[1]) zwischen den virulenten und wirkungslosen Bakterien keine Unterschiede. „Die Form der Bacillen hat sich in keiner Weise verändert. Sie sind ebenso unbeweglich wie die virulenten Bacillen. Ihre Enden erscheinen scharf abgeschnitten. Sie bilden lange Fäden und in diesen ovale, glänzende Sporen, ganz wie die virulenten Bacillen."

Eine Formabweichung bei den zwischen 42 und 43° abgeschwächten Kulturen haben aber Koch, Gaffky und Löffler beobachtet. „Während bei dem virulenten Milzbrande die Capillaren fast ausnahmslos von kurzen Stäbchen erfüllt gefunden werden, fanden sich bei dem Mäuse-Milzbrande die Capillargebiete, namentlich der Lunge, von langen Fäden erfüllt, deren Continuität sich häufig aus den Capillaren bis in grössere mikroskopische Gefässe hinein verfolgen liess."

Bei den ohne directe Eingriffe degenerirten Kulturen, deren morphologische Identität mit den virulenten Bacillen durch die Entwicklungsgeschichte einwandsfrei erwiesen wurde, ermittelte Prazmowski gleichfalls einige Formabweichungen. „Von den giftigen Milzbrandbakterien unterscheiden sie sich nur durch den Mangel der virulenten Eigenschaften und dadurch, dass sie die Fähigkeit der Eigenbewegung in viel höherem Grade besitzen, wesshalb sie bei reichlicher Vermehrung die Nährlösungen trüben und später an deren Oberfläche dickliche, schmutzige, weisse Decken von schleimiger

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheits-Amte, II, 1884, S. 150.

Beschaffenheit bilden.“ Besonders bei Kulturen mit dem Schüttelapparate hatte Buchner ähnliche Beobachtungen gemacht und dieselben als Zeichen der Bildung einer Uebergangsform zu den Heubacillen gedeutet. Kurth[1]) hatte als Lufteinsaat einmal eine Art erhalten, welche dieselben Formen der Wolken in Nährlösungen zeigte, wie die abgeschwächten Kulturen von Prazmowski oder die Uebergangsform von Buchner.

Sicher ist demnach, dass die wichtigsten Formmerkmale durch die Abschwächung nicht alterirt werden, sicher ist aber auch, dass kleine Abweichungen der Form eintreten können, welche aber kaum weiter gehen als die Anpassungen der einzelnen Formen an geänderte Ernährung. Diese Anpassung zeigt sich darin, dass eine Tendenz zur Bildung von Ruheformen eintritt, indem sich reichliche Fadenformen bilden oder indem sich vielleicht auch bei anderen Versuchsanordnungen eine sonst nicht vorhandene Neigung zur Deckenbildung einstellt.

Ergeben sich aus derartigen Beobachtungen neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung der Artfrage bei den Bakterien?

Während man nach Cohn's Auffassung die virulenten und die unwirksamen Milzbrandbakterien als physiologische Arten auffassen müsste, würde man nach Nägeli umgekehrt Milzbrandbakterien und Heubakterien als einfache Ernährungsmodificationen einer Art betrachten können. Nach Cohn sind alle Differenzen zunächst als artliche aufzufassen und erst durch die Fortschritte der Wissenschaft ist zu entscheiden, ob specifische Differenzen auch den Werth von Species-Merkmalen besitzen. Nach Nägeli sind die specifischen Differenzen in der Regel nur Merkmale von Ernährungsmodificationen aber nicht ohne Weiteres oder nur sehr selten von naturhistorischen Species. Lassen sich nun aus unseren bisherigen Erfahrungen Anhaltspunkte gewinnen, dass und welche der specifischen Merkmale den Werth constanter Species-Merkmale besitzen und welche nur specifisch im Sinne der einfachen Ernährungsmodification sind?

Dass Nägeli viel zu weit ging und sich das Eintreten von

---

[1]) Botanische Zeitung 1883, S. 431.

Ernährungsmodificationen zu leicht vorstellte, habe ich bereits früher gezeigt. Nägeli[1]) hatte z. Z. die Beobachtung, dass gekochte Milch bisweilen nicht sauer, sondern bitter wird und später eine ammoniakalische Zersetzung eingeht, als eine derartige Beeinflussung der Säurebakterien durch Hitze aufgefasst. Dies war für die Nägeli'sche Schule bis zum Aufkommen der Unzüchtungen der Milzbrandbakterien der einzige, scheinbar einwandsfreie Beweis für die experimentelle „Umwandlung der bestimmten Hefennatur eines Pilzes in eine andere.“ Und doch war, wie ich nachweisen konnte[2]), nichts Derartiges vorgekommen, sondern die resistenteren Buttersäurebakterien hatten die Hitze überstanden und bewirkten nur die ihnen specifische Einwirkung auf die Albuminate der Milch. Keine Bakterienart hatte dabei Form und Wirkung geändert.

Auf der anderen Seite entspricht aber auch die Ansicht von Cohn den Thatsachen nur mit wichtigen Einschränkungen, besonders weil die von Cohn zu Grunde gelegten Ansichten über den Parasitismus der Bakterien zu einseitig sind. Die saprophytischen Bakterien sind nicht durch eine scharfe Linie von den parasitischen geschieden und unter den saprophytischen sind, wie ich besonders Pasteur gegenüber geltend gemacht habe, die Fermentbakterien nicht durch ein bestimmtes physiologisches Kriterium, die Fähigkeit der Anaerobiose, scharf von den übrigen Gruppen getrennt. Es kommen zwischen den Bakterien der Oxydationsgährungen, gewöhnlich aerobiotischen und anaerobiotischen Bakterien, alle möglichen Uebergänge vor und ebenso sind die zymogenen mit den chromogenen und pathogenen durch vermittelnde Glieder verbunden. Es giebt endlich Bakterienarten, welche mehrere dieser Eigenschaften in sich vereinigen können, so dass man nicht nur mit Formcyklen, sondern auch mit Wirkungscyklen zu rechnen hat.[3])

Nägeli hatte „von jeher bei der nämlichen Zersetzung oft einen ziemlich weiten Formenkreis der anwesenden Spaltpilze oder

---

[1]) Die niederen Pilze 1877, S. 21.

[2]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1884, S. 327 und 353.

[3]) cfr. meine Untersuchungen: Deutsche med. Wochenschrift 1884, No. 48 bis 50; Methoden der Bakterienforschung 3. Aufl., 1886, S. 183, 206 und 221.

mit anderen Worten ein Gemenge von mehreren Formen, die man gewöhnlich specifisch oder selbst generisch trennt, beobachtet, andererseits bei ganz verschiedenen Zersetzungen dem Anschein nach durchaus die gleichen Spaltpilze gefunden.“ Diese Beobachtungen glaube ich damit richtig gestellt zu haben, dass ich zwischen den Extremen der von Pasteur und Cohn und der gegentheiligen von Duval und Nägeli vertretenen Ansicht auf Grund der Thatsachen eine vermittelnde Stellung eingenommen habe, durch den inzwischen durch alle weiteren Beobachtungen bestätigten Nachweis, dass es sich nicht um die „nämlichen Zersetzungen“ resp. um die „gleichen Spaltpilze“ gehandelt haben kann. In allen derartigen Fällen handelte es sich nur um ähnliche Zersetzungen, insofern besondere Hauptproducte wie Milchsäure, Buttersäure, Ammoniak von verschiedenen Bakterien gebildet werden, und um ähnliche Spaltpilze, insofern in der Entwicklung verschiedener Arten ähnliche Formen auftreten können. Jeder specifischen Zersetzung und Krankheit enspricht zwar keine „specifische Pilzform“, wohl aber ein „specifischer Pilz“ resp. eine specifische Bakterie, oder überhaupt ein specifischer Mikroorganismus.

Die Formen einer Art, welche mehrere Wirkungen ausüben kann, und z. B. zymogen, chromogen und pathogen ist, ändern sich nach den Ernährungsverhältnissen nicht mehr als es bereits früher gezeigt ist. Die genaue Kentniss aller dieser Eigenschaften kann dadurch sehr werthvoll zur Differentialdiagnose werden und die Möglichkeit eines derartigen Geschehens warnt uns davor, das Auftreten neuer Eigenschaften ohne Weiteres als Zeichen einer beginnenden Anpassung, als Entstehen einer neuen Ernährungsmodification aufzufassen. In der Mehrzahl der Fälle wird es sich dabei wahrscheinlich nur um das Manifestwerden von Eigenschaften handeln, welche wegen der besonderen früheren Versuchsanordnungen sich bis dahin der Beobachtung entzogen hatten, also nicht um durch Anpassung neu erworbene, sondern um noch nicht bekannte Eigenschaften.

Manche der physiologischen Wirkungen sind nach unseren Erfahrungen schlechthin constant und werden durch keinen Eingriff alterirt. Diese constanten physiologischen Eigenschaften und die constanten morphologischen Merkmale geben zusammen einen An-

halt, welche Bakterien wir als die ursprünglichen Arten und welche wir nur als Ernährungsmodificationen dieser Arten anzusehen haben. Im Allgemeinen erweisen sich gerade die am meisten imponirenden Eigenschaften, specifische Fermentthätigkeit und Parasitismus, als die am leichtesten zu beeinflussenden, so dass im Allgemeinen wohl der Schluss gerechtfertigt ist, die specifische Fermentthätigkeit und den Parasitismus als eine erworbene Eigenschaft, eine Anpassung, eine Ernährungsmodification anzusehen. In diesem Sinne ist die Abnahme der Virulenz eine atavistische Erscheinung, ein Rückschlag auf den Ausgang des einfachen Saprophytismus.

In vielen Fällen konnten aber die specifischen zymogenen und pathogenen Eigenschaften nicht beeinflusst werden und der Grad des Parasitismus, facultativer Parasitismus, facultativer Saprophytismus oder obligater Parasitismus giebt nach dieser Richtung keine definitive Entscheidung. In solchen Fällen kann das Nichtbeeinflussen der Wirkung darin seinen Grund haben, dass die Versuchsanordnung noch Mängel hatte, oder dass die Anpassung bereits die Constanz der ächten Art oder Varietät angenommen hatte oder dass es sich ohne eine besondere Anpassung um Eigenthümlichkeiten des Protoplasma und damit bei der Wirkung um moleculare Bewegungen handelt, auf deren Verständniss wir noch verzichten müssen.

Eine weitere Möglichkeit der Beurtheilung liegt darin, dass die einfach saprophytischen Arten und die morphologisch gleichen chromogenen, zymogenen oder pathogenen Arten wirklich physiologische Arten oder noch richtiger constante Varietäten einer Art sind, welche als solche ausgestorben ist.

Mit dem einseitigen Herausgreifen einer dieser Möglichkeiten ist es bei dem gegenwärtigen Zustande unseres Wissens nicht gethan. Nur die Berücksichtigung aller dieser Annahmen und das sorgfältigste Abwägen pro und contra wird uns leidlich vor groben Irrthümern schützen können.

Den Buttersäurebakterien kann man die Fähigkeit, aus bestimmten Saccharaten Buttersäure abzuspalten, experimentell nehmen; sie vermögen aber dann noch nach wie vor Albumniate zu lösen. Welche Schlüsse lassen sich aus diesem Experimente ziehen? Sind

die besonders anaerobiotischen Buttersäurebakterien wegen der Abnahme dieser specifischen Wirkung nur eine einfache Ernährungsmodification einer peptonisirenden aerobiotischen Art? Die Frage scheint sicher in diesem Sinne zu beantworten und doch ist die Sache nicht so einfach, da man eine derartige aerobiotische Art spontan bis jetzt nicht kennt, sondern spontan diese Bakterien immer als Buttersäurebakterien trifft, unter natürlichen Verhältnissen also gerade eine Constanz der Eigenschaften beobachtet, welche im Experimente leicht zu beeinflussen sind.

Auf Kartoffelscheiben sehen die virulenten Rotzbacillen ebenso aus, wie die durch einfaches Sichselbstüberlassen der Kulturen degenerirten, nicht mehr virulenten, morphologisch durchaus gleichen Bakterien. Wenn man die Herkunft nicht kennte, müsste man sie für einfache Pigmentbakterien halten. Sind demnach die Rotzbakterien nur eine Ernährungsmodification einer harmlosen Pigmentbakterie? Können sie vielleicht spontan jeder Zeit aus solchen entstehen? Eine identische Art von nichtvirulenten Pigmentbakterien hat man bis jetzt noch nie spontan gefunden oder gar zur Virulenz angezüchtet, sondern man kennt unter natürlichen Verhältnissen bis jetzt nur die malignen Rotzbacillen. Die künstlichen Kulturen zeigen also Dinge, welche wir spontan nicht beobachten oder beobachtet haben. Sind die virulenten Rotzbacillen eine Art, sind die nichtvirulenten die eigentliche Art, sind beide Varietäten einer ausgestorbenen Art, sind die virulenten eine Ernährungsmodification einer harmlosen, chromogenen Art, sind die nichtvirulenten eine einfache Degenerationsform? Auch hier lässt sich nur sehr allgemein die Annahme aufstellen, dass vielleicht die virulente Art einmal aus einer nichtvirulenten chromogenen Art entstanden ist, ohne dass man aber schon jetzt im Stande wäre, endgültig die Beziehungen der virulenten zu den nichtvirulenten festzustellen.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Milzbrandbacillen. Pasteur glaubt, dass man die bei 42 bis 43° abgeschwächten Bacillen durch successive Kulturen regelmässig wieder in die virulenten überführen kann. Koch, Gaffky und Löffler ermittelten dagegen, dass man die verschiedenen Grade der Abschwächung fixiren kann, indem man die Bakterien in Gelatine weiter züchtet.

Die Sporen derartig abgeschwächter Bakterien conserviren den jeweils erreichten Grad auf lange Zeit. Bisweilen trat allerdings in derartigen Kulturen auch ohne weitere Eingriffe eine weitere Abnahme oder auch eine Zunahme der Virulenz ein. Die Fixirung wurde in dem Maase unsicherer, als die zur Abschwächung erforderliche Zeit bei 42 bis 43° kürzer war, und sie wurde in dem Maasse mehr und mehr erschwert oder unmöglich, als die Temperaturen sich von 43° entfernten. Lag, wie in den Versuchen von Chauveau und Toussaint, die Temperatur zwischen 47 und 55°, so wurde die zur Abschwächung erforderliche Zeit immer kürzer, aber die abgeschwächten Kulturen erlangten auch ihre Virulenz fast in demselben Maasse schneller wieder. Als dann Chauveau[1]) mit der Temperatur unter 42° herabging und zur Abschwächung Temperaturen von 38 bis 39° unter gleichzeitigem Drucke von 8 Atmosphären anwandte, fand er, dass ein Stadium der Abschwächung, welches keine Schafe, sondern nur Meerschweinchen tödtete, eine auffallende Constanz unter den verschiedensten Kulturbedingungen zeigte. Sind demnach die virulenten Milzbrandbacillen eine ächte Art oder nur eine Ernährungsmodification einer gewöhnlichen saprophytischen Art, aus der sie jederzeit wieder entstehen können? Da man spontan aber immer wieder den virulenten Milzbrandbacillus findet, ist auch die Frage berechtigt, ob nicht gerade umgekehrt der virulente Bacillus als Art und die abgeschwächten Generationen einfach als Degenerationsformen anzusprechen sind? Oder sind die virulenten und die ganz abgeschwächten Bakterien Varietäten oder Modificationen einer als solchen ausgestorbenen, gewöhnlichen saprophytischen Art? Welchen Werth haben die verschiedenen Grade der Abschwächung? Können sie je nach der Methode ganz verschiedene Dignität haben? Kommt den von Koch, Gaffky und Löffler fixirten Graden schon die Constanz einer wirklichen Ernährungsmodification zu? Ist der von Chauveau fixirte Grad von so entschieden grösserer Dignität, dass man ihn gar als Varietät ansprechen kann?

Der Pathologe wird nach alledem mehr geneigt sein, die virulenten Milzbrandbacillen als Art anzusprechen, und den verschiedenen

---

[1]) Sur la nature des transformations que subit le virus du sang de rate attenué par culture dans l'oxygène comprimé. Comptes rendus 1885, Bd. 101, S. 142.

Graden der Abschwächung nur den Werth von Ernährungsmodificationen zuzugestehen, weil man spontan nur die virulente Form kennt und zum Erreichen der Abweichungen in der Regel Eingriffe nöthig sind, welche der Natur nicht zu Gebote stehen. Der Naturphilosoph wieder wird aus dem Umstande, dass überhaupt eine experimentelle Beeinflussung der Funktion möglich ist, den Schluss ziehen, dass dann diese Funktion eben noch nicht die Constanz eines Artmerkmals besitzt, dass also der maligne Milzbrandbacillus nur eine Ernährungsmodification einer an sich nicht malignen Art ist.

Der Pathologe kann sich für seine Auffassung, dass die pathogenen Bakterien, wie sie uns spontan begegnen, als ächte Arten zu betrachten sind, auf einen Umstand berufen, auf den ich schon früher die Aufmerksamkeit gelenkt habe [1], „dass unter natürlichen Verhältnissen auf Eingriffe, welche die Existens des Individuums bedrohen, auch diese Organismen in der Regel nicht mit Varietät, sondern durch Bildung von Dauerformen im Gegentheil mit Erhaltung der Art, mit Constanz der Merkmale reagiren.“ Auf diese Weise besitzt die Natur ein sehr zuverlässiges Mittel, welches einen Rückschlag, ein Degeneriren verhütet und Eigenschaften sicher conservirt, welche ohne dieses Hülfsmittel zunächst nicht constant sein würden.

Für diese Auffassung tritt unter den Botanikern neuerdings de Bary [2] sehr entschieden ein. „Gerade in dem Bereich der parasitischen Bakterien haben, nach seiner Ansicht, die Untersuchungen mehr und mehr distincte Species festgestellt und gezeigt, dass bei jeder genauer bekannten parasitären Krankheit auch eine bestimmte Bakterienform als Krankheitserreger auftritt, an deren specifischer Qualität so wenig oder so viel gezweifelt werden kann, wie an jener eines grösseren Pilzes oder Wurms. Die Behauptung, dass es distincte, parasitische Bakterienspecies giebt und dass im Allgemeinen jede durch Bakterien verursachte specifische Krankheit auch von einer besonderen Bakterienspecies verursacht wird, ist nicht einfach bequem, wie Nägeli meint, sondern die einzige, welche mit den dermalen bekannten Thatsachen in Uebereinstimmung steht.“

---

[1] Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1884, S. 369.
[2] Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze 1884, S. 527.

VIII.

Die Bedeutung der Zoogloea zur Abgrenzung von Gattungen und Arten.

In den bisher betrachteten Fällen erwiesen sich die Formabweichungen der vegetativen Einzelzellen nicht als so gross, dass man diese Form als schlechthin veränderlich bezeichnen kann. Im Gegentheil tritt diese Form so typisch auf, dass ihre Formeigenthümlichkeiten auf primäre Artunterschiede hinweisen und bei richtiger Beurtheilung des Gesammtverhaltens diese Form einen hohen Werth zur Artbestimmung besitzt. Dagegen waren schon Andeutungen vorhanden, dass der Modus der Verbindung dieser Einzelzellen zu Zoogloea oder Fäden bei Aenderung der Aussenbedingungen leichter Schwankungen unterworfen ist.

Cohn hatte die Bildung der Zoogloea für so characteristisch gehalten, dass er seine Tribus Sphärobakteria und Microbakteria dadurch von den Tribus Desmobakteria und Spirobakteria geschieden hielt, dass nur die ersteren Schleimfamilien bilden sollten. Die letztgenannten Tribus bilden demgegenüber Fäden oder kommen „frei zerstreut oder in Schwärmen“ vor. „Der Bakterienschwarm unterscheidet sich, nach Cohn[1]), von der Zoogloea dadurch, dass bei letzterer die Zellen unbeweglich durch Intercellularsubstanz verknüpft sind; deshalb bildet die Zoogloeagallerte im Wasser einen scharf abgegrenzten, meist sphärischen Contour, der um so deutlicher hervortritt, weil die Bakterienzellen scheinbar am Rande der Gallert dichter gelagert sind, als in der Mitte. Die Schwärme dagegen bestehen bloss aus freien, beweglichen, aber oft so dicht an einander gedrängten Zellen, dass dieselben sich fast berühren, und daher eine schleimige Masse bilden; in bewegtem Wasser vertheilen sich jedoch die einzelnen Zellen ohne Weiteres, da sie durch keine Zwischensubstanz verbunden sind.“

Später hielt, wie Seite 34 angegeben ist, Cohn diese Differenzen für so wichtig, dass er nicht nur die Bakterien, sondern

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen I., Heft 2, 1872, S. 142.

sämmtliche Spaltpflanzen in zwei grosse Gruppen eintheilte, deren eine, Gloeogenae, besonders durch die Neigung der Zellen zur Bildung von Schleimfamilien characterisirt wurde, während die andere, Nematogenae, eine Tendenz der Zellen zur Bildung von Fäden zeigen sollte.

Bald darauf ermittelte Cohn[1]), dass das Entwicklungsstadium sehr berücksichtigt werden muss, wenn der Zoogloea ein so hoher Werth beigelegt werden soll. Die auf sterilisirtem Heuinfus sich entwickelnden „trocknen, zusammenhängenden schuppigen Häutchen" waren zwar „auf den ersten Blick" von dem „gewöhnlichen Zoogloeaschleim faulender Flüssigkeiten" sicher zu unterscheiden. Aber dieses Häutchen veränderte sich allmählich und war später ähnlich wie die echte Zoogloea von Mikrokokkus luteus oder Askokokkus. Die Decke der Bacillen hatte sich so verändert, dass sie wie eine Zoogloea von Mikrokokken aussah.

Koch entwickelte dann[2]) die allgemeine Ansicht, dass die Zoogloea als solche einen Ruhezustand darstellt und dass „die Entwicklung der Bakterien zur Zoogloea, gerade so wie die Bildung von Häutchen oder bei manchen Bacillen das Auswachsen zu langen Gliederfäden der Entwicklung von Sporen vorhergeht." Nachdem Koch verschiedene Formen von Zoogloea, verzweigte, gelappte, knollenförmige, kuglige, ringförmige, ganz gefüllte und solche mit Hohlräumen angeführt hat, giebt er an: „Die meisten werden von kugligen, ovalen oder lang ovalen Bakterien gebildet, doch giebt es auch solche, die aus kurzen Stäbchen und aus kleinen Spirillen zusammengesetzt sind." Zoogloea von Spirillen hatte übrigens bereits Perty[3]) auf Tafel XV Fig. 27 von Spirillum undula (cfr. Fig. 10 A) und in Fig. 29 von Spirillum rufum abgebildet.

Wenn Koch auch annimmt, dass jede Bakterienart nur in einer solchen Zoogloeaform ihren Ruhezustand findet, so ist er doch der Ansicht: „Die Zoogloea allein kann indessen zur Characteristik einer bestimmten Bakterienart nicht genügen." Koch stützt damit die Ansicht von Cohn, dass eine auch noch so characteristische Form

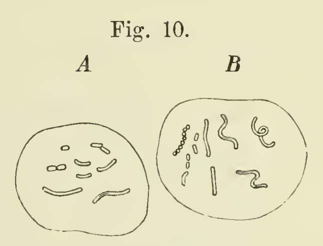
---

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen II., Heft 2, 1876, S. 261.
[2]) ibid. II., Heft 3, 1877, S. 415.
[3]) Zur Kenntniss kleinster Lebensformen 1852,

allein zur Artbestimmung nicht genügt, aber es ergiebt sich schon aus den damaligen Angaben von Koch, dass die Verwerthung der Zoogloea nur mit grosser Reserve zur Abgrenzung von Gruppen oder Gattungen unter den Bakterien möglich ist.

Die Abgrenzung der Zoogloea bildenden Bakterien gegen die fadenbildenden im Sinne von Cohn setzt eigentlich voraus, dass den Einzelzellen qualitative Differenzen in Bezug auf die Fähigkeit des Vergallertens innewohnen müssen. Gegen eine solche Annahme spricht sich Prazmowski[1]) sehr entschieden aus und nimmt der Zoogloeabildung einen weiteren Theil des Werthes, den ihr Cohn zugesprochen hatte. Nach Prazmowski sondern die Bakterien nicht erst Schleim ab, wenn sie zur Ruhe kommen, sondern die äusseren Schichten der Bakterienmembran vergallerten auch bei den beweglichen Formen und bei allen Bakterien, doch wird diese feine äussere Gallerthülle „im beweglichen Zustande wegen ihrer zarten und weichen Beschaffenheit durch Reibung an die umgebende Flüssigkeit abgestreift.“ Beim Eintritt der Ruhe werden diese aufgequollenen äusseren Schichten der Membran nicht mehr abgestreift, sondern sie erhalten sich und werden „durch immer neues Aufquellen der inneren Schichten der Membran verstärkt.“

Fig. 10.



A Zoogloea von Spirillum undula nach Perty. B Zoogloea von Cladothrix nach Zopf.

Bie Bildung solcher Ruhezustände kann eintreten, wenn bewegliche Bakterien in Ruhe übergehen und sich z. B. an der Oberfläche einer Flüssigkeit einfach anhäufen. Eine Verstärkung eines solchen Bakterienhäutchens kann dann erfolgen, indem einfach die Membranen vergallerten oder indem gleichzeitig ein Theil der Zellen sich durch Theilung noch vermehrt. Bei unbeweglichen Bakterien erfolgt die Bildung einer Schleimcolonie durch directe locale Vermehrung. Im letzteren Falle wird die Colonie immer einheitlich sein, während

[1]) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten 1880, S. 44.

im ersten Falle sich bisweilen Decken von mehreren Bakterienarten bilden können.

Billroth hatte wohl zuerst Mittheilungen gemacht[1], nach denen es möglich ist, die Ausbildung der Zoogloea durch Aenderung der Aussenbedingungen zu beeinflussen, indem er fand, dass in zuckerhaltigen Substraten die Schleimhäute der Bakterien sich stärker als in anderen Lösungen entwickelten. Prazmowski ermittelte nach dieser Richtung weiter, dass Bakterien, welche auf Dextrin- und Zuckerlösungen, auf Stärke und Kartoffeln mächtige Schleimdecken bilden, auf Infusen von gekochtem Hühnereiweiss sehr dürftige Decken entwickelten. „Der Antheil, welchen die Kohlehydrate an der Bildung der Gallerthülle der Bakterien haben, ist vielleicht der, dass sie direct das Material zur Ausbildung der Gallertmembran liefern."

Bei einzelnen Bakterienarten, welche man nach Cohn als Bacillen bezeichnen müsste, welche Prazmowski wegen ihrer Entwicklungsgeschichte unter dem Namen Clostridium von ihnen abzweigte, fand er, dass die Stäbchen beim Eintritt in die Ruhe sich so unregelmässig gruppiren, wie es nach Cohn die Sphärobakterien und Mikrobakterien allein thun sollten. Auch für die ächten Bacillen ermittelte er, dass die Fäden beim Zerfalle in kleinere Fadentheile zerbrechen, „die sich entweder parallel aneinanderlegen oder auch ohne irgend welche Regelmässigkeit neben einander gruppiren."

Zopf ermittelte[2], dass bei Cladothrix dichotoma, Fig. 5, sowohl kuglige, als stäbchenförmige Zellen Zoogloen bilden können, dass sich Zoogloen finden, welche gerade, wellige, schraubige und selbst verzweigte Fäden umschliessen. Weiter beobachtete er, wie bereits vor ihm Perty (Fig. 10 A), dass sich in einer Zoogloea, Fig. 10 B, selbst verschiedene Formen von Einzelzellen finden können. Ferner fand er, dass die früher von Cohn als eine besondere Art aufgefasste Clathrocystis roseo-persicina, Fig. 11 B, eine Zoogloea von kugligen Einzelzellen ist, welche in die Entwicklung der Beggiatoa roseo-persicina gehört. Vor allem stellte aber Zopf fest, dass die

---

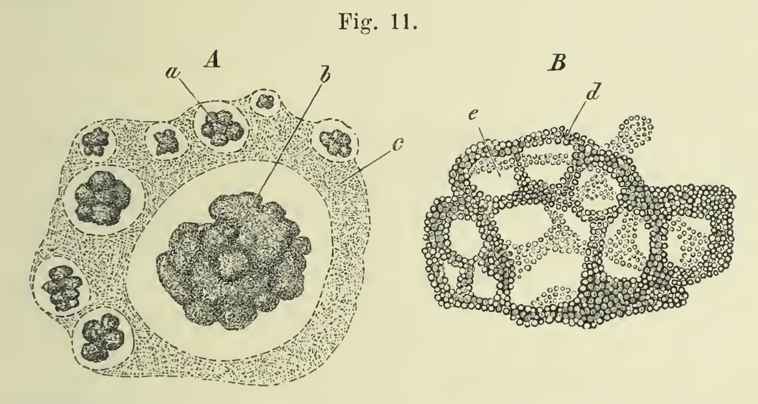
[1]) Untersuchungen über die Vegetationsformen von Coccobacteria septica 1874, S. 9.

[2]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen 1882.

Unterschiede zwischen Zoogloea- und Faden-bildenden Spaltalgen nicht so schroff sind, wie sie Cohn hingestellt hatte.

Auch bei einzelnen Schraubenbakterien ist noch ermittelt worden, dass sie nicht nur schraubige Fäden, sondern bisweilen auch Zoogloea bilden können. Dies thun nach Gruber[1]) z. B. die Kommabacillen von Finkler-Prior und die Kommabacillen der Cholera asiatica bilden nach meinen Beobachtungen nicht nur Schwärme an der Oberfläche von Flüssigkeiten, sondern bisweilen auch starke Schleimdecken, in denen sich neben Einzelzellen reichlich schraubige Fäden finden.

Fig. 11.



A Askokokkus nach Cohn, ca. 65 fache Vergrösserung.
B Clathrocystisform der Begiatoa roseopersicina nach Zopf, ca. 250 fache Vergrösserung.

Aus diesen Ermittlungen ergiebt sich sicher, dass Tribus- und Gattungsabgrenzungen unter den Spaltpflanzen im Allgemeinen und den Bakterien im Besonderen auf Grund des Auftretens von Zoogloea nicht durchzuführen sind. Zwischen der unregelmässigen Gruppirung der Einzelzellen in der Zoogloea und den regelmässig angeordneten Fäden der Decken giebt es Zwischenglieder. Zwischen den frei beweglichen Bakterien und den Anfängen der feinen Decken giebt es Uebergänge; als ein solches Zwischenglied fasse ich die „Schwärme“ auf, da dieselben zwar bei Zufuhr frischen Nährmaterials sich sofort wieder vertheilen, bei Erschöpfung des Materials aber zunächst feine Häutchen bilden, welche allmählich zu ganz dicken Schleimdecken

[1]) Wiener med. Wochenschrift 1885, S. 299.

vergallerten können. Zwischen den alten Schleimdecken von Bacillen und den Zoogloen von Kokken existiren keine qualitativen Differenzen. Alle bis jetzt bekannten Formen der Bakterien können gelegentlich in Zoogloea auftreten.

Eine Differenz in der Bildung ist vielleicht nur zwischen unbeweglichen und beweglichen Bakterien zu beobachten. Die ersteren können unter Umständen sofort in die Bildung der Zoogloea eintreten, so dass diese die einzige Ruheform bildet, während bewegliche Bakterien in Flüssigkeiten in der Regel später in ein unbewegliches Stadium übergehen, in diesem zunächst die Ruheform von Fäden bilden, welche sich zu Decken vereinigen, die dann allmählich durch Vergallerten der Membranen in eine ächte Zoogloea übergehen.

In Flüssigkeiten können grössere Differenzen zwischen Zoogloea bildenden und scheinbar keine Zoogloea bildenden Arten dadurch vorgetäuscht werden, dass einzelne Bakterien in Flüssigkeiten scharf umschriebene Zoogloen bilden, während die Schleimmassen anderer in der Flüssigkeit zerfliessen und deshalb wenig formbeständig und auffallend sind. Die von Cohn hervorgehobene Beobachtung, dass am Rande der Zoogloea die Bakterien dichter gelagert sind, findet darin ihre einfache Erklärung, dass nur am Rande der Austausch mit dem Nährmaterial leicht ist, so dass dort bis zur Erschöpfung der Lösung die Vermehrung durch Theilung überwiegt, während in der Mitte, wohin nur wenig Nährmaterial durch Diffusion gelangt, die Vergallertung der Membran vorherrscht, durch welche die Zellen von einander gedrängt werden.

Thatsache ist, dass der Chemismus des Substrates die Bildung der Zoogloea beeinträchtigen oder begünstigen kann; oder mit anderen Worten es findet eine Beeinflussung der Form der Zoogloea durch die Aussenbedingungen statt.

Die systematische Verwerthung der festen Nährböden zum Studium der Bakterien hat uns in den letzten Jahren aber noch mit Beeinflussungen der Zoogloea vertraut gemacht, welche zwar vielfach zur Artbestimmung verwerthet werden, ohne dass aber der Modus dieser Einflüsse nach der morphologischen Seite bis jetzt eingehender beachtet worden ist. Der Mechanismus des Substrates ist

von grösster Wichtigkeit für den Grad der Ausbildung und die Form der Zoogloea.

Unbewegliche Bakterien verhalten sich im Princip auf festem Substrat genau so wie in Flüssigkeiten und bilden ihre Zoogloea vom Momente der Vermehrung an localisirt, nur ist die Form der Zoogloea noch schärfer ausgesprochen und wegen der deutlicheren Localisation die Bildung von kleinsten Zoogloen oder Colonien früher zu erkennen als in Flüssigkeiten. Ausserdem wird die Bildung schärfer umschriebener Formen der Zoogloea auf festem Nährboden dadurch begünstigt, dass ein Zerfliessen der Schleimmassen nicht oder doch schwieriger und später stattfindet als in Flüssigkeiten. In diesen Momenten liegt der grosse Vorzug der Zoogloea auf festem Substrate zur schnellen Diagnose. Für die Diagnose ist dasselbe bei den beweglichen Bakterien in vielleicht noch höherem Maasse der Fall. Während dieselben in Flüssigkeiten erst das ganze bewegliche Stadium absolviren müssen und dann erst anfangen Zoogloeen zu bilden, werden sie auf festem Substrat gezwungen, sich wie unbewegliche zu verhalten und sich sofort in der Ruheform der Zoogloea zu vermehren.

Die Kulturen auf festem Nährboden haben gezeigt, dass wohl alle Bakterien im Stande sind Zoogloea zu bilden und zwar nicht nur die Bakterien im Sinne von Cohn, sondern auch Arten, welche den Beggiatoen und Cladothrix nahe stehen.

Wählt man als festen Nährboden Nährgelatine, so kann man oft die verschiedensten Grade der Beeinflussung der Form durch den mechanischen Zustand des Substrates beobachten. An der Oberfläche zeigt die Form der Zoogloea oft ein anderes Aussehen als im Innern. Viel auffallender ist aber die Veränderung bei Bakterien, welche die Gelatine verflüssigen. Geschieht dies sehr schnell und verwandeln die Bakterien den festen Nährboden dadurch schnell in eine Flüssigkeit, so bildet sich erst das bewegliche Stadium ebenso aus wie in Flüssigkeiten überhaupt und erst später kommt es zur Bildung von Decken. Geht die Verflüssigung langsam vor sich, so bildet sich erst an der Oberfläche oder im Inneren eine ächte, bisweilen sogar sehr auffallende Zoogloea aus; so sah ich z. B. bei einem Fäulnissbacillus die schönsten verzweigten Zoogloeen entstehen. Mit Zunahme

der Verflüssigung wird die Form dieser Zoogloea zerstört oder stark beeinträchtigt, dann folgt das bewegliche Stadium und, wenn dieses vorbei ist, tritt Bildung von Schleimdecken ein.

Ein weiteres mechanisches Moment ergiebt sich auf festem Nährboden aus der Art des Impfens, indem sich vom Impfstriche oder Impfstiche aus die Zoogloea entwickelt, deren Form ausserdem davon beeinflusst wird, ob die Keime der Oberfläche nahe liegen oder von ihr entfernt sind.

Bei identischen mechanischen Verhältnissen wird die Zoogloea wieder beeinflusst von der chemischen Zusammensetzung, so dass man zu differentialdiagnostischen Zwecken bald dieselbe chemische Zusammensetzung wählt und nur das mechanische Moment ändert, indem man z. B. eine bestimmte Bouillon flüssig oder mit 10% Gelatine oder 1% Agar versetzt anwendet oder dass man dieselben mechanischen Verhältnisse wählt und die chemische Zusammensetzung ändert, indem man z. B. Flüssigkeiten oder 10% Gelatine oder 1% Agar zum Theil mit, zum Theil ohne Zusatz von Zucker gebraucht.

Nach Hauser[1]) konnte in einigen seiner Beobachtungen bei einer zur sicheren Isolirung ungenügenden Festigkeit der Nährgelatine die Form der Zoogloea wechseln und bald korkzieherartig gewunden, bald kranzförmig, bald dentritisch verzweigt erscheinen. Der Grund zu diesem Wechsel liegt, soweit er nicht durch die Art der Impfung mit bedingt war, darin, dass auf einem Substrate, welches nicht von Anfang an fest oder flüssig ist und bleibt, sondern welches durch das Leben der Bakterien aus dem festen in den flüssigen Zustand übergeführt wird, die mechanischen Verhältnisse von Augenblick zu Augenblick sich ändern und durch Bildung und schnellere Vertheilung der Stoffwechselproducte auch der Chemismus des Mediums sich schneller ändert.

Wählt man günstige Flüssigkeiten, wie eine Normalbouillon, und wirklich feste Substrate, so kehrt die Form der Zoogloea unter denselben Verhältnissen so typisch wieder, dass dadurch die Zoogloea zu einem höchst werthvollen Formmerkmale wird, welches zur Art-

---

[1]) Ueber Fäulnissbakterien, 1885.

bestimmung sehr wohl mit verwerthet werden kann. Verändert man die Aussenbedingungen, indem man die Bildung der Zoogloea nebeneinander auf verschiedenen festen Substraten, 1% Agar, 10% Gelatine, Kartoffelscheiben und in einigen Flüssigkeiten, wie Bouillon und Milch, vor sich gehen lässt, so werden damit schnell eine Fülle von Formmerkmalen zugänglich, welche sich allein auf die eine Form der Zoogloea beziehen und damit die Differentialdiagnose gegen früher wesentlich erleichtern.

Aber über den principiellen Werth dieses vorzüglichen und schnell orientirenden, praktischen diagnostischen und differentialdiagnostischen Mittels für die Gattungs- und Artbestimmung darf man sich nicht täuschen. Die Zoogloea ist keine constante Form, sondern sie gehört geradezu zu den „schlechthin veränderlichen“ Formmerkmalen. Sie ist deshalb zur Abgrenzung von Gattungen ganz unbrauchbar und zur Bestimmung von Arten nur unter der angeführten Reserve mit verwerthbar. Exceptionelle Zoogloeen, wie sie bei Leuconostoc und dem Kefir vorliegen, sprechen als Ausnahmen nicht gegen diese Auffassung.

Das schlechthin veränderliche der Zoogloea macht es zur Pflicht, eine schon von Cohn angedeutete Möglichkeit, für welche Zopf durch den Nachweis, dass die Clathrocystis roseo-persicina nur ein Entwicklungsstadium der Beggiatoa roseo-persicina ist, bereits einen positiven Beweis gebracht hat, für die definitive Artbestimmung offen zu halten, dass nämlich vielleicht eine nur in einer Form bekannte Art, z. B. eine Kokkenzoogloea, nicht das Zoogloeastadium einer monomorphen oder relativ einförmigen Art ist, sondern dass sie vielleicht auch einmal in die Entwicklung einer pleomorphen Art gehören kann, deren übrige Formen noch unbekannt sind.

„Eine solche Vermuthung ist wissenschaftlich berechtigt, denn auf der einen Seite alterirt sie den Stand der positiven Kenntnisse in keiner Weise, auf der anderen aber bewahrt sie vor dem Glauben, dass Letztere bereits abgeschlossen sind, vermag also Anregung zu weiteren Untersuchungen zu geben.“

Diese Worte von Zopf[1]) bezeichnen den Zustand unserer Er-

[1]) Die Spaltpilze, 3. Aufl., Vorwort.

fahrungen für die eine Form, die Zoogloea, recht treffend, nur darf man dieselben nicht, wie Zopf es thut, auf alle Formen übertragen, man darf dabei nicht vergessen, dass der Nachweis des Pleomorphiums an sich mit Variabilität nichts zu thun hat und dass eine Veränderung der Zoogloea mit Aenderung der Aussenbedingungen für eine Wandelbarkeit der anderen Formen nach dem Substrat nichts beweist.

IX.

Die Wuchsformen der Bakterien.

Nachdem ich versucht habe, die bisher in der Litteratur zur Sprache gekommenen Differenzen zu schildern, muss ich den Versuch machen die Lehren, welche sich daraus für eine unbefangene Beurtheilueg ergeben, zu ziehen. Die allgemeinen Ermittelungen zeigen, dass manche Formmerkmale constanter sind als andere, dass man auf Grund der Formeigenthümlichkeiten Differenzen unter den Bakterien feststellen kann. Aber keines der Formmerkmale allein genügt zur Differenzirung, so dass man genöthigt ist der von Cohn zuerst gestellten Forderung gerecht zu werden und alle der Beobachtung zugänglichen Merkmale zu berücksichtigen. Cohn's eigener Versuch reicht aber bei weitem nicht mehr aus, besonders da er dort versagt, wo er principiell am meisten verspricht, bei der Abgrenzung der grösseren Gruppen. In Einzelheiten, bei den Abgrenzungen einzelner kleinerer Gruppen und Gattungen dagegen sind wir auch jetzt vielfach noch nicht im Stande besseres zu geben, als es von Cohn bereits 1872 geschehen ist und die Berichtigungen treffen unbedeutende Nebendinge.

Der von mir in meinen Vorlesungen seit einiger Zeit und unabhängig von de Bary durchgeführte Versuch, den ich im Folgenden zu Grunde lege, begegnet sich in den wichtigsten Punkten in

so erfreulicher Weise mit den Grundanschauungen von de Bary[1]), dass ich darin eine Garantie sehen darf, dass bereits eine allgemeinere Verständigung[2]) möglich ist, wenn man sich von doctrinären Einseitigkeiten frei macht, welche nur Constanz oder grenzenlose Variabilität kennen. Eine Reihe von Einzelheiten werden dadurch gleichzeitig zur Ergänzung der kurzen Darstellung von de Bary.

Dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse entspricht es am meisten die Formen der Bakterien nicht ohne Weiteres als Gattungs- und Artmerkmale zu betrachten, sondern dieselben zunächst nur als Wuchsformen aufzufassen. Bei den Wuchsformen machen sich dann sofort wieder zwei natürliche Gruppen geltend, indem man die Einzelindividuen trennen kann von den Formen, welche aus besonderen Verbindungsweisen der Einzelzellen sich ergeben.

I. Die Einzelzellen.

Die rein schematische Figur 12, welche die wichtigsten Bakterienformen, deren Einzelligkeit allgemein anerkannt ist, darstellt, giebt zunächst eine Vorstellung, wie es kommen musste, dass sich Nägeli in Folge seiner ganz falschen Auffassung der Ansichten von Cohn gegen „specifische Formen“ verwahrte und besonders das Auftreten von allen möglichen Uebergangsformen als Beweis gegen die Existenz specifischer Formen anführte. Hätte Cohn einen Monomorphismus der absurden Art vertreten, wie man ihm bisweilen nachgesagt hat, so müsste jede auch nur etwas abweichende Form, als eine specifische aufgefasst und mit besonderen Namen belegt werden. Davon findet sich aber bei Cohn nichts. Im Geiste einer so widersinnigen Formconstanz müsste man z. B. die Nebenfigur 4, bei der die Längsbegrenzungen eine kleine Strecke parallel gehen

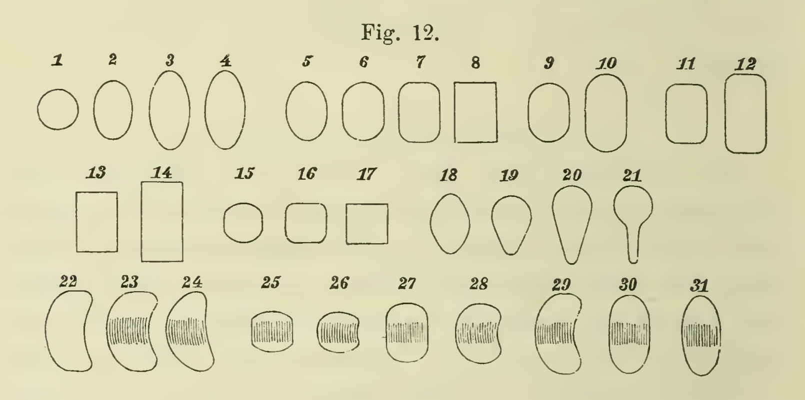
---

1) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze 1884, S. 494. Vorlesungen über Bakterien, 1885 (während des Druckes erschienen).

2) In einer während des Druckes erschienenen und nicht mehr berücksichtigten Arbeit (Archiv für Hygiene 1885, S. 376) schliesst sich H. Buchner im Allgemeinen dieser Anschauung an, wenn er auch noch die Argumente von Cohn nicht vollständig würdigt und diesem Forscher einen von ihm gar nicht vertretenen Monomorphismus vorwirft.

und nur die Enden ellipsoid abgerundet sind, tolo coelo von der gestreckten Ellipse 3 auseinanderhalten. Auf der anderen Seite ist wieder nichts leichter, als theoretisch die Form 4 durch die gestreckte Ellipse 3 und die kurze Ellipse 2 mit der Kugel 1 durch unmerkliche Uebergänge zu verbinden. Die Ellipse 2 führt unmerklich zu der Figur 5, bei der die Seiten etwas parallel laufen und weiter zu den Stäbchen von der Form 6, 7 und 8. Sind Längs- und Querdurchmesser gleich, so führt die Kugel 1 ohne Schwierigkeit durch die Zwischenformen 15 und 16 zu der kurzen, scheibenförmigen Cylinderform 17. Ebensowenig wird es schwer sein, von dem Ellipsoid 2 zu der Spindelform 18 und von dieser durch 19

Fig. 12.

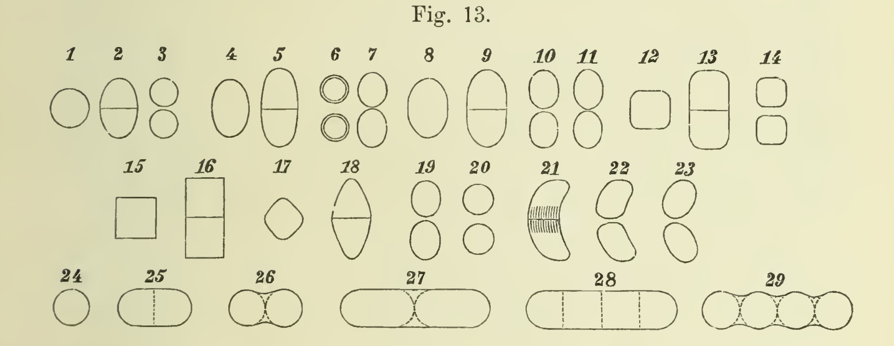


und 20 zur Keulenform 21 zu kommen. Ein gekrümmtes Stäbchen 22 ist von einem schraubigen Stäbchen 23 nicht immer leicht zu unterscheiden und bei kleinsten Schraubenstücken 25 und 26 ist Niemand im Stande, die Form aus dem Ansehen allein zu beurtheilen. Betrachtet man das schraubige Stäbchen 23 von der Fläche, so sieht es, 30, wie das gerade Stäbchen 10 aus, und das schraubige Stäbchen 24 wird von oben oder unten gesehen wie 31 erscheinen und von einer gestreckten Ellipse 3 oder einem Spindelstäbchen nicht oder nur schwer zu unterscheiden sein.

Wenn die Kugel 1 sich nach einer Richtung streckt, hört sie auf Kugel zu sein und wird zur Ellipse 2 oder 3; das Stäbchen 9 wird zur Form 10, ebenso ist das Verhältniss zwischen 11 und 12, 13 und 14, 28 und 29.

Auch die normalen Theilungsvorgänge, wie sie Fig. 13 schematisch giebt, weisen die Annahme einer starren Form entschieden von der Hand. Die Kugel 1 streckt sich zur Ellipse 2, aus deren Theilung die kleinen Kugeln 3 hervorgehen. Die kurze Ellipse 4 nimmt die Form 5 an, bei der man es ganz unentschieden lassen muss, ob man sie als gestreckte Ellipse oder als kurzes Stäbchen mit stark abgerundeten Enden bezeichnen soll, und aus der Theilung der Form 5 gehen Zellen hervor, welche bald mehr als Kugeln 6, bald als deutliche Ellipsen 7 erscheinen. Das Kurzstäbchen 8, welches an sich von der Ellipse 4 nicht oder nur schwer zu unter-

Fig. 13.



scheiden ist, führt zum deutlichen Stäbchen 9; aber bei der Theilung dieser Formen ist es wieder ganz unklar, ob man die kleinsten Theilungsproducte als ganz kurze Stäbchen mit stark abgerundeten Enden 10, oder einfach als Ellipsen 11 bezeichnen soll. Etwas weniger unklar liegen die Verhältnisse bei den Formen 12, 13 und 14, doch wird es bei der letzteren von der Art der Einstellung abhängen, ob man sie nicht lieber als Kugel auffassen soll. Bei 15 und 16 ist kein Zweifel möglich, dass es sich um entschiedene kürzere und längere Cylinderstäbchen handelt. Wenn ein Spindelstäbchen der Form 18 sich theilt, entsteht nicht ein kürzeres Spindelstäbchen von der Form 17, sondern die Theilungsproducte sind zunächst Ellipsen 19 oder Kugeln 20, welche erst beim weiteren Wachsthum die Gestalt des Spindelstäbchens annehmen. Bei der Theilung eines ganzen kurzen Schraubenstäbschens 21 bleibt man oft im Zweifel, ob die kleinsten Theilungsproducte als noch kürzere

Schraubenstücke 22 oder nicht einfach als Ellipsen 23 zu bezeichnen sind. Bei der Vermehrung von kugligen Zellen kommt bisweilen eine verzögerte Ausbildung der Theilung vor, welche zu Formen führt, die gar nicht von deutlichen Stäbchen zu unterscheiden sind. Die Kugel 24 streckt sich zur Form 25, welche in der schraffirten Weise der Figur 26 schliesslich zur Bildung von 2 Kugeln führt. Bisweilen aber erfolgt die Theilung dann noch nicht, sondern es bildet sich ohne irgend welche sichtbare Gliederung erst die Form 27 aus, welche dann in der schraffirten Weise zu zwei Formen der Figur 25 zerfällt, aus denen erst die Kugeln durch weitere Theilung hervorgehen. Oder es kommt vor, dass eine solche Form, wie es bei 28 angedeutet ist, nicht erst in zwei Hälften zerfällt, sondern dass sich gleich 4 Theilungen vorbereiten, welche dann der Form 28 das eingeschnürte, torulöse Aussehen der Form 29 verleihen, aus der durch weiteres Einschnüren eine Kette von 4 Kugeln hervorgeht. An sich sind solche „Pseudostäbchen“ von „ächten Stäbchen“ aber nicht zu unterscheiden und erst die Entwicklung giebt darüber Aufschluss.

Alle diese auf ein Grössenverhältniss, auf eine absolute Grösse der zum Ausgangspunkte dienenden Kugel bezogenen Schwierigkeiten wiederholen sich aber bei jeder absoluten Grösse. Keine Form ist als solche specifisch, eine grosse Kugel ist ebenso gut Kugel wie eine kleine, eine grosse und eine kleine Ellipse, ein Kurz- und ein Langstäbchen derselben Form sind der Form nach nicht specifisch von einander geschieden. Man kann deshalb auch die Formen der verschiedensten Dimensionen theoretisch leicht durch Uebergangsformen mit einander verbinden.

An derartigen Schwierigkeiten ist noch kein Forscher glatt vorbei gekommen, seit Cohn 1872 gezeigt hat, dass es unmöglich ist, zwischen Kugeln, Ellipsoiden, Kurzstäbchen und Langstäbchen der Form nach specifische Unterschiede zu machen und dass bei der normalen Entwicklung diese Formen unmerklich in einander übergehen.

Wenn nichtsdestoweniger später manche Anhänger von Cohn auf die Constanz der Form der Einzelzellen nach dieser Richtung einen grösseren Werth gelegt haben, als Cohn selbst, so wollten sie in erster Linie Stellung nehmen gegen die unrichtige Deutung

der Cohn'schen Lehre durch Nägeli und Zopf, dass der Form gar nichts typisches innewohne. In diesem Sinne glaubte ich früher[1]) überflüssiger Weise bei der Entwicklung der Milchsäure-Bakterien Werth darauf legen zu sollen, dass in der Entwicklung der Form Fig. 13 (8 und 9) die kleinsten Theilungsproducte die Form (10) und nicht die Form (11) haben, während es selbst schwer oder unmöglich ist die Form (8) von der Form (4) und (2) auseinander zu halten.

In diesem Sinne erklärte Flügge[2]): „Niemals haben wir beobachten können, dass wirkliche Kokken in Bacillen sich umwandeln und umgekehrt, und dass diese Umwandlung nur von Ernährungsbedingungen abhängig ist." Diese Erklärung von Flügge war dem Missverständnisse allerdings leicht zugänglich, weil es sich einmal von selbst versteht, dass die Gattung Mikrokokkus sich nicht in die Gattung Bacillus verwandeln kann, wenn beide Gattungen natürliche sind; weil es nach Cohn eine starre Kokkenform ebensowenig wie eine starre Bacillenform giebt, und weil es nach Cohn unmöglich ist, einen ellipsoiden Mikrokokkus von einem ellipsoiden Bakterium und ein stäbchenförmiges Bakterium von einem Stäbchen der Bacillen nur nach der Form der Einzelzellen zu unterscheiden.

Von einer Auffassung der Form als specifisch in dem Sinne, den die Nägeli'sche Schule Cohn, Koch und ihren Schülern vorwirft, findet sich übrigens in den eben angeführten Arbeiten nichts, indem ich z. B. bei derselben Gelegenheit den Formcyklus der Milchsäurebakterien unter den verschiedenen Aussenbedingungen geschildert und auf seine Aehnlichkeit mit dem Formcyklus von Cohn's Bacterium termo hingewiesen habe. Und Flügge erklärte: „Wir leugnen nicht etwa das Vorkommen verschiedener Formen bei ein und derselben Spaltpilzart; wir wissen, dass die meisten gewisse Entwickelungsformen durchlaufen, dass die Bacillen in Faden- und Sporenform vorkommen; wir wissen ferner, dass das Alter der Individuen ihre Form beeinflusst und dass die jüngsten Bacillen oft nicht leicht von Kokken zu unterscheiden sind; wir kennen endlich

---

[1]) Mittheilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte, II, 1884, S. 339.
[2]) Deutsche med. Wochenschrift 1884, No. 46.

Degenerations- und Involutionszustände, die mit gewissen Formveränderungen einhergehen."

Dass es übrigens den Gegnern von Cohn nicht besser gegangen ist, ersieht man beispielsweise daraus, dass Zopf von kurzen Stäbchen spricht, die „fast mikrokokkenartig erscheinen" und die „mikrokokkusartigen Kurzstäbchenform" erwähnt.

Die Thatsache, dass es unmöglich, zum mindestens sehr schwierig ist nach der Form der Einzelzelle etwa Gattungen oder Arten auseinanderzuhalten, giebt Koch z. B. zu, wenn er findet[1]), dass genügende Unterschiede zwischen Bacillen und Spirillen noch nicht gefunden sind, das heisst im Sinne von Cohn und Nägeli, dass man zwischen geraden, gekrümmten und schraubigen Stäbchen nicht immer scharf unterscheiden kann, während natürlich zur Bestimmung der Gattungen Bacillus und Spirillum von Cohn, wie früher dargelegt, noch eine Reihe weiterer Formmerkmale zu Gebote steht, welche trotz dieser Schwierigkeit, wie Koch selbst[2]) gezeigt hat, deutliche Unterschiede dieser Gattungen ergeben.

Wenn Cohn und seine Anhänger trotz der Unmöglichkeit zwischen den verschiedenen Formen der Einzelzellen scharfe oder gar specifische Unterschiede zu finden, und trotz der durch die normale Entwicklung bedingten Formabweichungen daran festgehalten haben der Form der Einzelzelle einen hohen Werth beizulegen, so waren es hauptsächlich folgende Momente. Unter identischen Bedingungen kehrt immer eine bestimmte Form der Einzelzellen typisch wieder und wenn man die Formen der verschiedenen Bakterien bei gleicher Vergrösserung und Präparation beobachtet, sind die Dimensionen so ausserordentlich verschieden, derart dass die theoretisch construirbaren Uebergangsformen überhaupt vollständig ausser Frage bleiben.

Die Fig. 14 zeigt dies an einigen Beispielen und zwar die Figuren I bei ca. 900 bis 1000facher Vergrösserung nach Zeichnungen, die Figuren II bei ca. 700maliger Vergrösserung nach

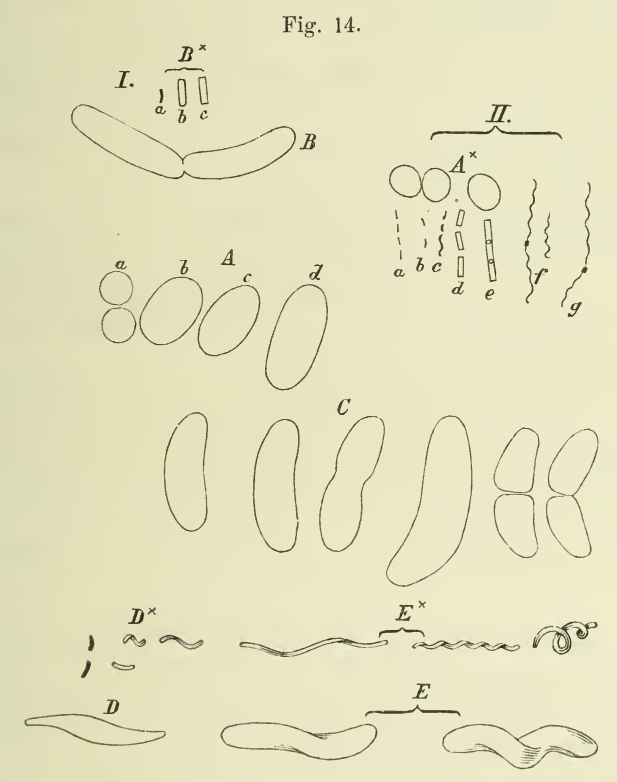
---

[1]) Conferenz zur Erörterung der Cholerafrage, II. Deutsche med. Wochenschrift und Berliner klin. Wochenschrift, 1885, No. 37.

[2]) Conferenz zur Erörterung der Cholerafrage, I. Deutsche med. Wochenschrift 1884, No. 32 und Berliner klin. Wochenschrift, 1884, No. 31.

Photogrammen. Die grossen Formen bei I gehören Beggiatoen an; A ist die frühere sogenannte Monasform, deren einzelne Formen a, b, c und d wohl mit kleineren, gleichfalls kugeligen ellipsoiden und Kurzstäbchen-Formen verglichen werden können, aber durch ihre Dimensionen von denselben so different und typisch geschieden sind, dass man diese Differenz auch zur specifischen Unterscheidung vorzüglich mit verwerthen kann.

Fig. 14.



Zum Theil nach Koch, Zopf und van Ermengem.

B ist die frühere sogenannte Rhabdomonasform, welche von den zum Vergleiche gegebenen Formen B× deutlich different ist, so dass man wohl zur Ansicht berichtigt ist, dass im Gegensatze zu B unter ähnlichen Verhältnissen die Form B× a charakteristisch für die Bakterien der Mäuseseptikaemie, b für Bacillus subtilis und c

für Bacillus anthracis ist. Auch die gekrümmten stäbchenförmigen Formen C zeigen diese enormen Differenzen und ebenso die früher als Spiro- und Ophidomonas beschriebenen schraubigen Formen D und E, wenn man sie mit anderen Schraubenbakterien vergleicht, z. B. bei D$^{\times}$ mit Kommabacillen und bei E$^{\times}$ mit den schraubigen Fäden der Kommabacillen, die noch dazu in der Zeichnung etwas zu breit ausgefallen sind.

Bei der Zeichnung II, bei der die Grösse der Blutkörperchen A$^{\times}$ zum Maasstabe dienen kann, kann der Unterschied nicht immer so auffallend sein, aber er bleibt auch dann noch gross genug, so dass man im Stande ist a als charakteristisch für die Bacillen der Mäuseseptikaemie, b der Tuberkulose, c der Cholera asiatica, d des malignen Oedems und e des Milzbrandes anzusehen.

Dagegen zeigen die schraubigen Fäden von Febris recurrens, f, und Cholera asiatica, g, dass die Form allein nicht immer ansreicht, wie es von Cohn für andere, besonders für die bei seinen Mikrokokken vorkommenden Formen bereits 1872 mitgetheilt war.

Mit Rücksicht darauf, dass der grösste Theil der Missverständnisse und Controverse daher rührt, dass ursprünglich zur Gattungsbezeichnung dienende Namen zum Theil noch in diesem Sinne verwendet werden, während sie von anderen Beobachtern nur zu Formbezeichnungen gebraucht werden, empfiehlt sich auf jeden Fall die Namen der Formen scharf auseinander zu halten von den Gattungsnamen.

Da die verschiedensten Formen der Einzelzelle vorkommen, müsste man strenggenommen für jede Form derselben einen besonderen Namen wählen, bei dem dann wieder durch diesen Namen die Abweichungen nicht sicher bezeichnet werden können, welche durch die Theilungsvorgänge bedingt sind. Unter diesen Umständen scheint es mir viel praktischer auf eine solche, nur zu neuen Missverständnissen führende Nomenclatur ganz zu verzichten und die beobachteten Formen einfach zu beschreiben, z. B. anzugeben auf Kartoffeln bildet diese oder jene Art scharf abgesetzte cylindrische Kurzstäbchen, Langstäbchen und Fäden, oder eine andere Art bildet kugelige Zellen, kürzere oder längere Ellipsoide.

Wenn man aber die biologischen Bedingungen berücksichtigt, unter denen die Einzelzellen als solche besonders auffallen, so findet man, dass es gerade die Zustände sind, bei denen die Bakterien ihre specifische Thätigkeit ausüben, so dass die Formen der Einzelzellen in erster Linie auch **die vegetativen Formen** darstellen. Aus diesem Grunde besonders empfiehlt es sich, die Formen, unter denen uns die Einzelzellen entgegentreten, in einigen grossen Gruppen zu vertheilen, welche aber selbstverständlich nicht schroff von einander geschieden sind.

A. Die Kokkenform umfasst isodiametrische, kugelige und nur wenig gestreckte ellipsoide Zellen. Die früher häufig für die verschiedenen Grössen gebrauchten Namen, Mikrokokken, Makrokokken oder Monaden sind, weil sie zu Missverständnissen führen und zum Theil als Tribus- und Gattungsbezeichnungen dienen, als Namen für Formen aufzugeben.

B. Die Stäbchenform ist nach einer Seite deutlich gestreckt. Sind die Längsbegrenzungen derartig gestreckter Zellen nicht parallel, sondern ist der Breitendurchmesser an einer Stelle stärker, sodass die Form einer Spindel oder Keule entsteht, so kann man diese Stäbchen a) als Spindelstäbchen bezeichnen. Sind die Längsbegrenzungen auf eine Strecke deutlich parallel, so haben wir b) das gerade Stäbchen. Sind bei den letzteren die Enden stark abgerundet, so sind die kleineren derselben nicht oder nur schwer von einem Ellipsoid oder Spindelstäbchen zu unterscheiden, während bei scharf abgesetzten Enden die Form eines zweifellosen cylindrischen Stäbchens entsteht, welches bei geringem Längsdurchmesser sich der Scheibenform nähert. Eine Trennung in Kurzstäbchen und Langstäbchen ist überflüssig oder hat doch nur eine ganz nebensächliche Bedeutung. Ist die Membran des Stäbchens starr, so bleibt es gerade, während es bei flexiler Membran auch als gekrümmtes Stäbchen erscheinen kann.

C. Die Schraubenform umfasst schraubig gedrehte Stäbchen oder Schraubenstäbchen, welche bei oberflächlicher Betrachtung leicht als einfach gekrümmte Stäbchen erscheinen, wie sie in letzter Zeit unter dem Namen „Kommabacillen“ schnell populär geworden sind. Die Länge der deutlichen einzelligen

Schraubenstäbchen schwankt derart, dass sie das zwei bis vierfache des Querdurchmessers beträgt. Die Krümmung, oder genauer die schraubige Drehung ist bei starrer Membran mehr formbeständig, während sie bei flexiler Membran wechseln kann, sodass die Krümmung bald ganz flach, bald fast halbkreisförmig erscheint.

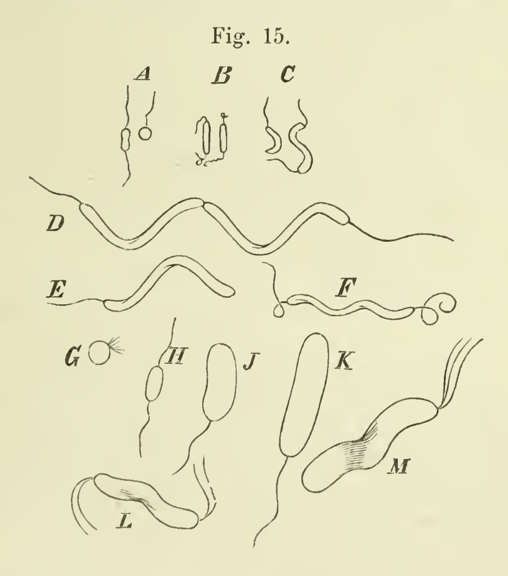
II. Die unter I. geschilderten Formen sind in der Regel zugleich die vegetativen Formen und können in dieser Form **frei** leben und sich vermehren. Bei der Vermehrung durch Theilung macht sich eine Differenzirung des Bakterienprotoplasma bemerkbar, indem sich, wenigstens bei den grösseren Formen, eine Körnelung des vorher scheinbar homogenen Inhalts einstellt. Bei der Färbung wird dies oft so deutlich, dass man zur Ansicht gezwungen wird, dass das Bakterienprotoplasma aus einer nicht färbbaren und einer in derselben gleichmässig vertheilten chromogenen Substanz gebildet wird. Besonders bei den grösseren Stäbchenformen schien mir in der Regel die Differenzirung der färbbaren Substanz mit einer Anordnung der chromogenen Körner in Streifen zu beginnen. Dann sammelt sich diese Substanz mehr nach den Polen zu, während in der Mitte ein mehr oder weniger breiter Streifen ungefärbt erscheint, und erst dann stellt sich die Bildung einer Querwand ein, durch welche definitiv die Mutterzelle in zwei Tochterzellen getrennt wird. Die trennende Membran, welche zugleich ein Theil der Zellmembran der Tochterzellen ist, ist besonders bei den kleineren Formen oft so fein, dass sie nur durch Reagentien sichtbar gemacht werden kann, welche das Protoplasma zum Schrumpfen bringen und dadurch gegen die Membran besser abheben. Vor der Theilung streckt sich die Zelle meist deutlich in die Länge, bisweilen unter gleichzeitiger Vergrösserung des Breitendurchmessers, so dass Formabweichungen zwischen der zur Theilung sich anschickenden Mutterzelle, den kleinsten Theilungsproducten und den mehr typischen Mittelformen ganz unvermeidlich sind.

Dieser morphologische Eindruck sowohl als der Umstand, dass die Bakterienfärbung im Wesentlichen nur eine modificirte Kernfärbung ist, legen eine Analogie der Kerntheilung mit der Theilung des Bakterienprotoplasma sehr nahe. Doch ist es bei unseren opti-

schen Hilfsmitteln und dem Stande unserer einschlägigen mikrochemischen Reactionen, von denen einzelne zudem Differenzen andeuten, verfrüht, in dieser Aehnlichkeit eine wirkliche Homologie und Identität zu sehen, oder sicher zu unterscheiden, welcher Theil der Bakterienprotoplasma vielleicht mit dem Kern, und welcher etwa mit dem Zellinhalt anderer Pflanzenzellen direct verglichen werden kann. Bis jetzt ist ein morphologisches Homologen eines Kernes nicht beobachtet, doch deuten die erwähnten Punkte sowohl als Einlagerungen von körnigen Elementen, welche bei einzelnen Bakterien Amylum- oder Granulosereaction geben, und bisweilen zu beobachtende vacuolenartige und fetttröpfchenähnliche Gebilde, Schwefelkörner, darauf hin, dass die Bakterienzelle etwas complicirter ist, als man meist annimmt.

Gerade bei den freilebenden, vegetativen Formen bemerkt man häufig eine auffallende Bewegung, welche der Hauptgrund war die Bakterien zuerst den Thieren, speciell den Monaden zuzurechnen. Bei einer solchen Form, welche er als Gattung Ophidomonas beschreibt, war bereits von Ehrenberg[1]) „ein fadenförmiger Rüssel als Bewegungsorgan" beschrieben worden. Später fand Cohn[2]) bei Spirillum volutans, Fig. 15 F, an jedem Ende einen Geisselfaden, welche durch ihre Bewegung an beiden Enden Wirbel in der Flüssigkeit bildeten. Warming (S. 17) ermittelte 1875 bei Ophidomonasformen nicht nur solche mit

Fig. 15.



[1]) Die Infusionsthierchen, 1838, S. 43.

[2]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I, Heft II, 1872, S. 183.

einer Geissel, sondern auch Individuen mit zwei, Fig. 15 L, und selbst drei. M, Geisselfäden. Im selben Jahre gelang es Dallinger und Drysdale[1]) bei sehr kleinen, als Bakterium termo aufgefassten beweglichen Bakterien geisselartige Fäden durch eine besonders intensive schiefe Beleuchtung zu sehen. Dass diees Beobachtungen von der Existenz geisselartiger Anhänge bei beweglichen Bakterien richtig sind, zeigte Koch[2]) durch die Photographie derselben, indem er sowohl bei Stäbchenformen, Fig. 15 B, als bei Schraubenformen, Spirillum undula, C, dieselben durch besondere Präparation fixirte. Auch für Kugelformen giebt Zopf, Fig. 15 A, derartige Gebilde an, die er besonders bei den Monasformen von Beggiatoa roseo-pursicina, G, H, J, K, und den Stäbchen- und Schraubenformen von Cladothrix, Crenothrix und Beggiatoa, D und E, beobachtete.

Mit derartigen Beobachtungen schien die Frage definitiv gelöst zu sein, dass die Bewegungen der Bakterien durch besondere Bewegungsorgane, Cilien, Geisseln, Flagellen verursacht sind, und man ging sogar so weit, geradezu aus der Bewegung oder dem Auftreten von Wirbeln an den Enden beweglicher Bakterien auf die Anwesenheit von derartigen Organen zu schliessen. Wie weit dies z. B. besonders bei der schwärmenden Kokkenform A der Fall ist, ob es sich dabei nur um schwärmende Kokken, oder um nachgewiesene Cilien handelt, ist schwer zu sagen, vielleicht handelt es sich dabei um eine Art Schwärmsporen.

Wenn auch die Botanik die Existenz von beweglichen, mit Cilien begabten Zellen, von Schwärmzellen und Schwärmsporen in grösserer Ausdehnung festgestellt hat, so liegt darin allein kein Grund, jede Bewegung bei niedersten Pflanzen von besonderen Bewegungsorganen abhängig sein zu lassen. Schon Perty hatte 1852 erklärt, dass die Bewegung der Bakterien gar nicht so thierähnlich sei, wie man nach Ehrenberg und Dujardin annahm, sondern mehr der Bewegung der Oscillarien gleiche, und bei diesen viel grösseren Pflanzen

---

[1]) On the existence of flagella in Bacterium termo. Monthly Microscopical Journal. Sept. 1875.

[2]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II, Heft III, 1877.

kennt man jetzt noch keine besonderen Bewegungsorgane. Ebensowenig ist etwas Derartiges von Diatomaceen bekannt. Bei solchen pflanzlichen Organismen hat man die Bewegung dadurch zu erklären versucht, dass an den beiden Enden der Zellen oder Zellfäden Ungleichheiten in der Diosmose der Nährstoffe vorhanden sind.

Sind nun die Cilien der Bakterien zunächst wirkliche Cilien, d. h. Fortsätze des Bakterienprotoplasma, welche event. wieder eingezogen werden können und welche bei Anwesenheit einer Membran durch eine präformirte Oeffnung derselben nach aussen treten, ohne mit der Membran als solcher in Zusammenhang zu stehen? Schon die ganze Präparation, durch welche es Koch gelang die Cilien zu fixiren und dadurch der Photographie zugänglich zu machen, spricht sehr entschieden gegen die protoplasmatische Natur dieser Gebilde. Bei anderen Bakterien, z. B. dem Clostridium butyricum, fand van Tieghem, dass dessen Cilien mit Kupferoxydammoniak Cellulosereaction zeigen. Van Tieghem[1]) hielt in Folge dessen die Cilien der Bakterien überhaupt nicht für ächte contractile Cilien, sondern für einfache Fortsätze oder Anhänge der Membran.

In diesem Falle sind nicht die Cilien das Bewegende, sondern das Bewegte und die Bewegung würde nach van Tieghem dadurch zu Stande kommen, dass der protoplasmatische Inhalt der Zelle sich contrahirt. Für die Auffassung, dass die Bewegung bei den Bakterien durch Differenzen in der Diosmose an den Enden der Zellen, ähnlich wie bei Diatomaceen oder Oscillarien, zustande kommt, macht Kurth[2]) besonders die Beobachtung geltend, dass längere Stäbe und Fäden unter Umständen eben so lebhaft beweglich sein können, wie Einzelzellen. Dieselben Bewegungsorgane, welche sonst nur eine einzige Zelle in Bewegung setzen können, müssten auf einmal fähig sein, die 8 bis 10fache und noch grössere Zahl von Zellen zu bewegen, da bei den Fäden nur die beiden Endzellen Cilien besitzen können.

---

[1]) Sur les prétendus cils des bactéries. Bulletin de la Société Botanique de France. T. 26, 1879, S. 37.

[2]) Botanische Zeitung 1883, S. 395.

Zopf machte dann[1]) Beobachtungen, welche dafür sprechen, dass bei gewissen Arten, wie Beggiatoa, Cladothrix und Crenothrix die geisselartigen Gebilde ächte Cilien, d. h. contractile Protoplasmafortsätze sind. Beim Zerfalle von Cladothrixfäden zeigte sich sofort an der Theilungsstelle, und nicht nur an dem schon vorher freien Ende eine lebhafte Strudelbewegung, wobei er allerdings das Auftreten von derartiger Bewegung als Beweis für die Existenz von Cilien betrachtet, wenn er sagt, „dass sie sofort nach ihrer Ablösung an beiden Polen Strudel, also Cilien zeigten, mittelst deren sie lebhaft schwärmten.“ Wichtiger ist deshalb seine weitere Angabe, dass er bei einer der Monasformen von Beggiatoa roseo-persicina direct beobachtet habe, „dass die hier sehr dicken und langen Cilien sofort eingezogen werden, wenn man Reagentien wie 1 % Ueberosminiumsäure wirken lässt.“

Aus unseren bisherigen Erfahrungen geht hervor, dass die Anwesenheit von ächten protoplasmatischen Geisseln keine conditio sine qua non ist für die Bewegungen der Bakterien. Weiter wird es sehr wahrscheinlich, dass sich unter den bisher als Geisseln, Cilien oder Flagellen bezeichneten Gebilden morphologisch ungleiche und wohl auch physiologisch nicht gleichwerthige Dinge befinden. Diese Unsicherheiten und Unklarheiten sind für die Frage der Artbestimmung sehr zu bedauern. Wenn man z. B. einwandsfrei zeigen könnte, dass der Bacillus subtilis entweder seine Bewegung ächten protoplasmatischen Cilien verdankt oder doch wenigstens, dass er constant Gebilde besitzt, welche den Cilien ähnlich sind, während man ebenso einwandsfrei nachweisen könnte, dass dem Bacillus anthracis, auch wenn er einmal geringe Bewegungen zeigt, niemals etwas ähnliches zukommt, so würde eine derartige Beobachtung eine neue wichtige morphologische Differenz zwischen den beiden Arten sicher stellen. Davon ist aber bis jetzt keine Rede, sondern man konnte bis jetzt sicher nur sagen, dass der Bacillus subtilis im vegetativen Stadium lebhaft beweglich ist, während der Bacillus anthracis unbeweglich oder doch höchstens schwerfällig beweglich ist. Dass die Lebhaftig-

[1]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen 1882, S. 7, die Spaltpilze 3. Aufl., 1885, S. 17.

keit der Bewegung aber mit dem Vorhandensein der cilienartigen Gebilde an sich nichts zu thun hat, ergiebt sich aus Koch's Angabe, dass die, Fig. 15 B, mit Cilien photographirten Bacillen eine „schwerfällige wackelnde Bewegung“ zeigen.

III. Die Verbände der Einzelzellen.

Der Protoplasmakörper der Bakterie ist umgeben von einer Membran, welche manchmal so starr ist, dass die Form der Zellen constant bleibt, während sie in anderen Fällen wieder dehnbar, flexil ist, so dass sie Bewegungen des contractilen Inhalts zu folgen vermag. Die äusseren Schichten dieser Membran sind fortwährend in Auflösung oder Quellung begriffen, so dass man als eigentliche Zellmembran strenggenommen nur die festere, innerste Lamelle einer gelatinösen Hülle ansprechen kann, welche das Bakterienprotoplasma umgiebt. Sind die Bakterien in Bewegung, so streifen sie die äusseren in Quellung begriffenen Schichten der Membran ab, so dass nur die innerste und eigentliche Zellmembran deutlich ist. Kommen bewegliche Bakterien zur Ruhe oder sind die Bakterien an sich unbeweglich, so werden die äussersten in Quellung begriffenen Schichten der Membran nicht abgestreift, sondern dieselben führen zu einer festeren Vereinigung der Einzelzellen. Diese dadurch resultirenden Gallertmassen sind in ihrer Consistenz verschieden und wechseln von einem in Wasser leicht zerfliessenden Schleim bis zu knorpelharten Massen. Auf die Consistenz hat nicht nur die Festigkeit resp. der Wassergehalt des Nährbodens und die chemische Zusammensetzung der Nährlösungen, sondern wohl auch die chemische Zusammensetzung der Membran Einfluss. Bei einigen unbestimmten Fäulnissbakterien besteht nach Nencki und Schaffer[1]) die Membran zum grössten Theil aus einem Mycoproteïn genannten Eiweisskörper. Nach Kuschbert und Neisser[2]) soll die Membran der Bakterien der Xerosis conjunctivae sehr fetthaltig sein. Bei den meisten Bakterien, besonders gut bei Leuconostoc, Sarcina ventriculi nachweisbar, be-

[1]) Beiträge zur Biologie der Spaltpilze von Nencki, 1880, S. 35.

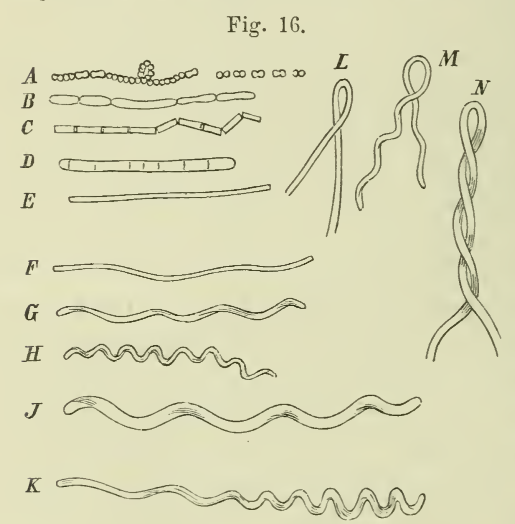
[2]) Breslauer ärztl. Zeitschrift 1883, No. 4; Deutsche med. Wochenschrift 1884, No. 21.

steht die Membran aus Cellulose. Während des Vergallertens oder Aufquellens der Membran, und in Flüssigkeiten wenigstens meist schon vor dem Auftreten grösserer Schleimmassen wahrnehmbar, machen sich noch besondere Wachsthumsrichtungen und dadurch bedingte Formeigenthümlichkeiten geltend.

Schon aus diesen Angaben erhellt, dass, wenn bestimmte Formverbände sich bilden, dieselben unbewegliche Bakterien von Anfang an betreffen können, dass sie bei beweglichen sich aber auffallend erst einstellen, wenn dieselben in Ruhe übergehen, so dass man als Regel annehmen kann, dass solche Formverbände entweder unbewegliche Bakterien enthalten oder Ruheformen von beweglichen Bakterien darstellen.

A. Bei der Vermehrung erfolgt das Wachsthum in einer Richtung und es entstehen Ketten von Einzelzellen. Bei der Kokkenform, Fig. 16 A, sind die Grenzen der Einzelglieder immer scharf von einander abgesetzt und auch bei den zur Theilung sich anschickenden oder in Theilung begriffenen Gliedern ist eine Täuschung über die Zellgrenzen nicht möglich. Derartige Ketten wurden früher auch als Torula oder Rosenkranzform bezeichnet; von Billroth wurde für diese Form auch der Name Streptokokkus gebraucht.

Fig. 16.



Die Ketten der Spindelstäbchen B zeigen wohl Einschnürungen, doch ist die Grenze der Einzelzellen nicht immer deutlich. Bei den Ketten der geraden Stäbchen ist bisweilen, wenn die Enden der Einzelzellen eine scharf markirte Form besitzen, eine deutliche Gliederung zu sehen, Fig. 22 C, a. Doch ist das deutliche Auftreten dieser Form zum Theil abhängig von der Art der Präparation, so dass es nicht

immer so scharf markirt ist wie bei C. Bei vielen Stäbchenketten ist eine Gliederung nur schwer oder nur an einzelnen Stellen zu erkennen, Fig. 16 D und Fig. 1 E; Fig. 6 D, F. Oft erscheinen die Ketten der Stäbchenform geradezu ohne jede Segmentirung E; Fig. 6 E. Man nennt deshalb die Ketten der Stäbchenform meist F ä d e n und bei ganz undeutlicher Gliederung wohl auch Scheinfäden. Lange scheinbar ungegliederte Fäden bezeichnete man früher auch als Leptothrix und Mycothrix. Die Fäden der Stäbchen sind bald gerade E, oder bei flexiler Membran biegsam und mehr oder weniger deutlich wellenförmig gebogen F und Fig. 1 E; Fig. 6 C.

Die Fäden der Schraubenstäbchen sind schraubig gewunden und werden meist kurz als Schrauben bezeichnet. Die Form wechselt von ganz flach ausgezogenen, scheinbar einfach wellig gebogenen, schraubigen Fäden, Fig. 16 G; Fig. 1 F; Fig. 3 C; Fig. 6 H bis zu eng gewundenen Schrauben, Fig. 16 J; Fig. 1 J; Fig. 4 A; Fig. 9 B. Die schraubigen Fäden sind bald starr, so dass die Bewegungen um eine fast mathematisch vorgezeichnete Axe zu erfolgen scheinen, Fig. 16 G, J; Fig. 1 H, J; Fig. 4 A, bald flexil, Fig. 16 H; Fig. 4 B und C; Fig. 9 C. Bisweilen sieht man auch zwei schraubige Fäden umeinander gewunden, Fig. 1 G und H; Fig. 4 C, b. Gerade sowohl, Fig. 16 L, als schraubige, Fig. 16 M, flexile Fäden können Schleifen, Fig. 5 C; Fig. 6 E und F; Fig. 9 F, bilden, wobei eine Knickung durch die Flexilität der Membran und die Cohaerenz der Gallerthülle verhindert wird. Statt eine einfache Schleife zu bilden, kann sich aber auch der Faden am älteren Theile peitschenschnurartig aufwinden, Fig. 16 N; Fig. 5 C; Fig. 6 G; Fig. 9 F. Diese Umschlingungen, früher als Form-Gattung Spirulina genannt, finden sich auch bei Fäden, welche, wenn sie frei vorkommen, nicht eine Spur einer schraubigen Windung zeigen; ich habe sie bei ächten Bacillen, z. B. bei b. anthracis und bei Spirochaeten, gefunden, bei relativ einförmigen ebenso gut gesehen wie bei entschieden pleomorphen Arten.

Die Bildung dieser Form schien mir wesentlich von mechanischen Momenten abzuhängen und zwar einmal von einer entschiedenen Flexilität des Fadens, dann besonders von Eigenthümlichkeiten des Nährbodens. Besonders häufig fand ich sie bei Bakterien, welche

die Gelatine nur langsam verflüssigten oder erweichten, so dass einerseits die nichtalterirte Gelatine dem directen Weiterwachsen ein Hinderniss bot, wodurch der Faden aus seiner ursprünglichen Wachsthumsrichtung abgelenkt wurde, während andererseits der abgelenkte Faden in dem schon alterirten Theile der Gelatine keine weiteren Hindernisse zu überwinden hatte. Je nach der Richtung in der der zurückkehrende Faden den ursprünglichen traf oder kreuzte, bildete sich dann einfach eine Schleife oder die Berührung wurde, unterstützt durch den innigen Contact der Gallerthüllen, eine innigere und der eine Faden rankte sich wie an einer Stütze an dem anderen auf. Für diese Auffassung kann ich weiter anführen, dass in Lösungen solche Umschlingungen von Anderen und mir nur bei schraubigen Fäden beobachtet wurden. Der Werth dieser Form hat auf jeden Fall mit derartigen Beobachtungen jede besondere Bedeutung verloren.

Bei flexilen Fäden kann es zu vollständigen Knäueln kommen, Fig. 6 E, F. Aber auch an einzelnen Fäden sieht man bisweilen verschiedene Schraubenformen vertreten. Fig. 5 A, B; Fig. 9 D, E.

Bisweilen zeigen die Fäden einen Gegensatz von Basis und Spitze, indem das eine Ende an einen festen Körper anhaftet, während das andere frei in die Flüssigkeit hineinragt. Bei Cladothrix, Fig. 5 A, kommt sogar eine eigenthümliche Verästelung, auch überflüssiger Weise als falsche oder Pseudoverzweigung beschrieben, vor, indem ein Glied aus der ursprünglichen Wachsthumsrichtung ausweicht und in dieser neuen Richtung neben dem ursprünglichen Faden weiterwächst.

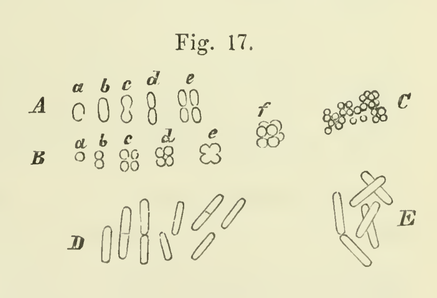
Nach meiner Darstellung soll man als Stäbchen und Schraubenstäbchen nur Einzelzellen bezeichnen, während Faden immer einen Verband von Einzelzellen bezeichnet. So gut sich dies auch theoretisch motiviren lässt, so schwierig kann es praktisch bisweilen sein, diese Grenze genau zu erkennen. Ehrenberg, Perty, Nägeli und seine Schüler sind theoretisch ganz sicher, dass eigentlich alle Bakterien resp. Fäden aus isodiametrischen Gliedern bestehen. Faktisch hat aber Buchner trotz dieser bequemen Theorie selbst ermittelt, dass sogar ziemlich lange einzellige Stäbchen vorkommen können und alle nicht voreingenommenen Forscher haben beobachtet, dass mindestens noch Glieder zweifellos einzellig sein

können, welche viermal so lang wie breit sind, und Kurth verwahrt sich sehr entschieden gegen die Nägeli'sche Annahme. Man findet, auch mit den zur Darstellung der Gliederung zuverlässigsten Reagentien, nach Arten und Entwicklungsstadien schwankend, längere und kürzere Glieder. Auf der anderen Seite hat man sich aber auch zu hüten, aus dem bei Vermeidung von Reagentien scheinbar einheitlichen Eindrucke auf Einzelligkeit zu schliessen. Cohn hat sich zwar bei den Fadenbakterien gegen diesen Irrthum leidlich geschützt, bei seinen Schraubenbakterien aber nicht in gleicher Weise. Der Grund zu der Annahme, dass auch längere Fäden einheitlich sein können, liegt darin, dass spontan längere Stäbchen, Fig. 1 E, oder flache Schrauben, Fig. 1 F, oder stärker gewundene Schrauben, Fig. 15 D, wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben, an der ältesten Gliederungsstelle die Theilung eintreten lassen, so dass man leicht darauf verfallen kann, das überhaupt erfolgende spontane Eintreten einer Theilung als Zeichen anzusehen, dass vorher keinerlei Gliederung bestand.

Wenn man demnach nur nach dem ersten Eindrucke von Stäbchen und Schrauben spricht, kann es sich nur um den Eindruck solcher Gebilde, um den Habituseindruck von Stäbchen und Schrauben handeln. Durch eine besondere Untersuchung ist für jeden Fall zu ermitteln, ob ein derartiges Stäbchen oder eine Schraube wirklich als Stäbchen oder Schraubenstäbchen d. h. als einzellig oder ob es als Faden d. h. als mehrzellig zu betrachten ist.

B. Die Vermehrung der Zellen erfolgt nicht in einer einzigen, sondern in zwei aufeinander senkrechten Richtungen und es entstehen successive, Fig. 17 A, die Stadien a bis e, so dass die Höhe des Formverbandes durch 4 in einer Fläche verbundene Zellen, e, eine Tetrade, dargestellt wird.

Fig. 17.



C. Bisweilen erfolgt noch eine weitere Vermehrung in einer dritten Richtung, so dass als Höhestadium des Verbandes 8 packet-

förmig nach drei Dimensionen des Raumes angeordnete Zellen, Fig. 17 B, f, resultiren.

Bisweilen findet man als Zwischenstadium die Tetrade mit ganz undeutlichen Grenzen, B, e, und hat darin eine besondere „Theilung über's Kreuz durch Scheidewände, die aufeinander senkrecht stehen" erblickt. Soweit ich dies beobachten konnte, zeigt das Auftreten dieser Form nur eine festere Vereinigung der Zellanordnung d, und mit Reagentien und Anilinfarben konnte ich meist die Zellgrenzen wieder deutlich machen, so dass ich geneigt bin, diese Form auf eine Vergallertung der trennenden Zellmembranen zurückzuführen, durch welche schliesslich auch die Packete zerfallen. Auch bei den Packeten von 8 Zellen, Fig 20 B, c, kommen schnell die Waarenballen ähnlichen Formen, Fig. 20 B, e, zu Stande. Bisweilen schon ohne weitere Präparation, oft erst nach Einwirkung von Reagentien lösen sich aber die Packete der Form e in die der Form d auf. Ich halte danach die in d erscheinenden Kügelchen für dieselben wie c und fasse das grössere Packet auf, als durch geringe Quellung der Gallertmembranen entstanden, wodurch die einzelnen Zellgrenzen undeutlich geworden sind. In den Kügelchen von d Kerne zu sehen, widerspricht unseren anderweitigen Erfahrungen zu schroff.

Geht die Quellung der Membranen der Tetrade, Fig. 17 B, e, noch weiter, so zerfällt dieselbe, die einzelnen Zellen werden frei und es wiederholt sich die Entwicklungsreihe, Fig. 17 A, a bis e; dasselbe geschieht, wenn die Quellung des Packets, Fig 20 B, d, so weit geht, dass der Verband gelockert wird. Bei der Vermehrung können schliesslich aus einer Tetrade grosse Tafeln, Fig. 20 A, entstehen, in denen immer je 4 Zellen fester vereinigt sind, oder grössere Packete, in denen immer je 8 Zellen eine festere Verbindung zeigen.

D. Häufiger kommt es vor, dass die Zellen bei der Theilung sich nicht so characteristisch anordnen, sondern unregelmässige Gruppirungen, Haufen bilden. In solchen Haufen, Fig. 17 C, sieht man bisweilen kleine Ketten, oder auch Tetraden, selbst einmal Packete, aber es fehlt die Regelmässigkeit, meist vermisst man jede characteristische Anordnung. Die Figuren, welche auf diese Weise von der Kokkenform im Gewebe bisweilen gebildet werden

können, hat Ogston[1]) mit Trauben verglichen und deshalb auch von einem besonderen Staphylokokkus gesprochen. Auch bei der Stäbchenform, Fig. 17 D, E, kommt es zu unregelmässigen Gruppirungen, neben denen man bisweilen auch Ansätze zur Fadenbildung findet.

Eine absolute Grenze zwischen den einzelnen Gruppen A bis D ist nicht zu ziehen und theoretisch kann man sie leicht untereinander verknüpfen. Besonders ist die Grenze zwischen den Fäden und den Haufen nicht so scharf, wie man sie früher ziehen wollte. Wenn Fäden sich gliedern, wachsen die Theilstücke bald in derselben Richtung zu parallelen Fäden aus, aber es können sich auch unregelmässigere Anordnungen einstellen. Die einzelnen dieser Verbindungsweisen bezeichnen keine starren Wuchsformen, sondern sind zum Theil in ihrem Entstehen abhängig von Aussenbedingungen und gehen zum Theil unmerklich ineinander über. Ich halte es deshalb beim gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse für richtiger, die Verbindungsweisen der Einzelzellen in jedem einzelnen Falle ebenso wie die Formen der Einzelzellen zu beschreiben, aber besondere Namen zum vermeiden. Die Bezeichnungen Torula, Leptothrix, Mycothrix, Spirulina, Merismopedia, Sarcina, Streptokokkus, Staphylokokkus führen nur zu Verwirrungen, wenn man sie als Namen für bestimmte Formen oder Formverbände gebraucht, und dies um so mehr, als einzelne dieser Namen immer nebenbei auch als Gattungsnamen gebraucht wurden und in diesem Sinne auch jetzt noch unentbehrlich sind.

Da aber auf der anderen Seite nicht verkannt werden kann, dass der Verbindungsweise der Zellen zu Ketten, Fäden, Tetraden, Packeten eine gewisse Gesetzmässigkeit zukommt, genügt es vollständig, dieselbe in den 4 geschilderten grossen Gruppen zum Ausdrucke zu bringen, weil sich darin die zur Beobachtung kommende Constanz genügend zu erkennen giebt.

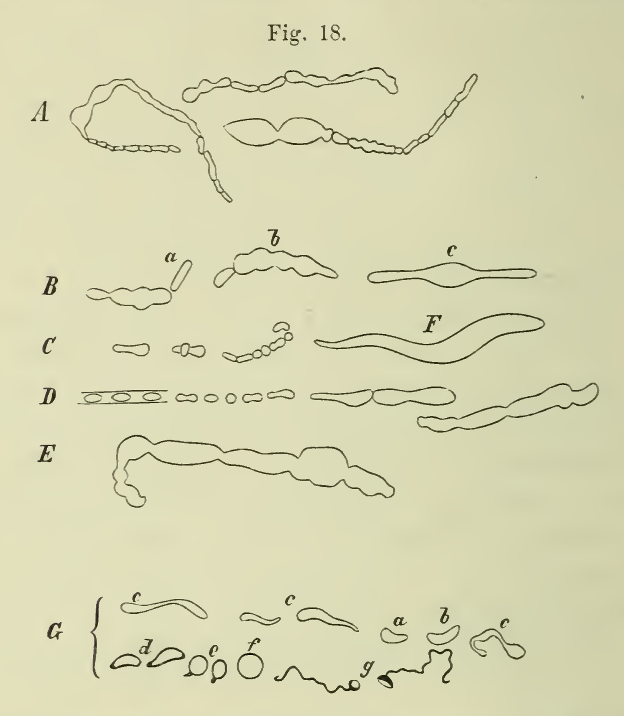
IV. Sowohl bei den Einzelzellen als den Verbänden derselben treten bisweilen Formen auf, welche die Formkreise wesentlich vermehren würden, wenn nicht gute Gründe zur Annahme vorhanden

[1]) Journal of anatomy and physiology, 1882, Bd. XVI, S. 526; Bd. XVII, S. 24.

wären, dass diese Formen pathologische sind, dass sie als **Zerfallsproducte und Degenerationsformen** aufgefasst werden müssen.

Die Fig. 18 zeigt eine Reihe hierher gehöriger Formen, welche verschiedene Gattungen der Bakterien betreffen. A giebt nach Maddox[1]) solche degenerirte Formen von Milchsäurebakterien;

Fig. 18.



B nach Prazmowski von Clostridium polymyxa; C stellt Formen von Bakterium Zopfii nach Kurth: D von Bacillus subtilis und E von Bacillus anthracis nach Buchner; F von Vibrio rugula nach Warming vor und G giebt eine Reihe von van Ermengem und mir bei den Kommabacillen der Cholera asiatica beobachteten sicher degenerirten und entwicklungsunfähigen Formen.

Nach C. E. Hansen[2]) treten bei der Entwicklung des Bakterium aceti neben den ganz kurzcylindrischen, fast ellipsoiden Gliedern in gewissen Entwicklungsstadien ziemlich regelmässig kräftigere

---

[1]) Journal of the Royal Microscopical Society 1885, Ser. II, Vol. V, S. 205.

[2]) Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. 1, 1882 (Heft 2, 1879).

Stäbchen und aufgetriebene Glieder auf. Es ist deshalb nicht unmöglich, dass manches, was auf den ersten Blick den Eindruck einer Rückbildungs- oder Degenerationsform macht, bei einzelnen Arten in die normale Entwicklung hineingehört. Dass manche Formabweichungen, welche bis jetzt noch nicht besprochen sind, bei der normalen Entwicklung vorkommen, wird bei der Fructification noch gezeigt werden und da Hansen seinerseits geneigt ist, etwas Ähnliches bei Bakterium aceti anzunehmen, wird man gut thun aus der Form allein nicht ohne Weiteres auf eine Degenerationsform zu schliessen.

In den von mir genauer untersuchten Fällen, welche Bacillus anthracis, die sogenannten Kommabacillen, und die Bakterien der blauen Milch betreffen, hatten derartige Formen keine weitere Rolle, sondern sie waren wirklich entwicklungsunfähig und wenn aus derartigen Kulturen wieder neue Generationen entstanden, war kein Zweifel, dass Sporen oder einige noch nicht degenerirte Formen dieselben einleiteten.

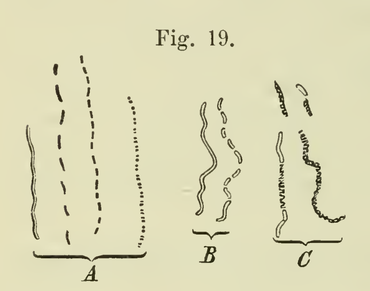
In vielen Fällen ist aber noch eine genauere Prüfung erforderlich, besonders mit Rücksicht darauf, ob das Eintreten von ähnlichen Formabweichungen als Vorbereitung einer besonderen Fructification aufzufassen ist oder ob und inwieweit derartige Formen vielleicht als besondere Gährungsformen zu betrachten sind. Morphologisch sind die zweifellosen Degenerationsformen durch die Tendenz charakterisirt unter Wasseraufnahme und Protoplasmaaustritt zu quellen und dabei, soweit dies die Membran zulässt, Kugelform anzunehmen. Bei den Einzelzellen, Fig. 18 G d, e, f und bei D, ist dies deutlicher als bei den Fäden, bei denen die einzelnen Stücke der Membran oder genauer die Membranen der einzelnen Glieder verschiedene Widerstände bieten, so dass man neben ganz aufgetriebenen auch mehr normale Strecken hat. Da das Eintreten der Kugelform wesentlich auf ein mechanisches Moment, das Quellen durch Wassereintritt, zurückzuführen ist, halte ich es für ganz verfehlt, aus derartigen pathologischen Formen, wie Buchner[1]) es versucht, den Schluss zu stützen, dass die normalen Bakterien und Fäden aus isodiametrischen Gliedern bestehen.

---

[1]) Nägeli, Untersuchungen niederer Pilze 1882, S. 217.

Neben derartigen Degenerationsformen findet sich bisweilen auch ein körniger Zerfall als besondere Form der regressiven Metamorphose. Während Zopf, Fig. 19 A, bei der Entwicklung der Sumpfspirochaete einen regelmässigen typischen Zerfall, erst in längere Stäbchen, dann in kürzere Stäbchen beschreibt, die schliesslich in je zwei kuglige Zellen zerfallen, so dass schliesslich eine Reihe von Kugeln entsteht, von denen je zwei dichter beisammen liegen, hatte ich bei meinen Untersuchungen über die Entwicklung und Gliederung der schraubigen Fäden der Kommabacillen[1]) eine derartige Regelmässigkeit nicht gefunden, sondern nur ermittelt, dass die Fäden, B, bei der spontanen Fragmentirung zum Theil in die einzelnen Schraubenstäbchen zerfallen, zum Theil aber auch noch kleinere Fadenstückchen erhalten bleiben; der Faden zerbrach in keinem Falle erst in längere Glieder, aus deren weiterer, regelmässiger Gliederung erst die Schraubenstäbchen hervorgingen. Bisweilen, C, sah ich aber scheinbar die Gliederung auf kleinere oder grössere Strecken eines Fadens fortschreiten und es bildeten sich Reihen von Körnern, welche mit den Kokkenketten von Zopf grosse Aehnlichkeit hatten, aber abgestorben und entwicklungsunfähig waren. Auch bei Bacillen habe ich eine derartige körnige regressive Metamorphose gesehen. Eine regelmässige Gliederung von Schrauben und Stäbchen in kuglige Glieder, welche er Gonidien nannte, hatte übrigens Cohn bereits 1877 unter Verhältnissen beobachtet, welche nichts mit körniger, regressiver Metamorphose zu thun hatten.

Fig. 19.



Ferner giebt es in der normalen Entwicklung der Bakterien besondere Fructificationsformen und Dauerzellen, welche sich vorwiegend in ähnlicher Form wie Kokken repräsentiren. Damit haben wir Material gewonnen, um zu unterscheiden, was man nun im engeren Sinne Kokkenformen oder Kokken nennen soll. Der bisherige laxe Sprachgebrauch, gegen den ich mich früher schon[2])

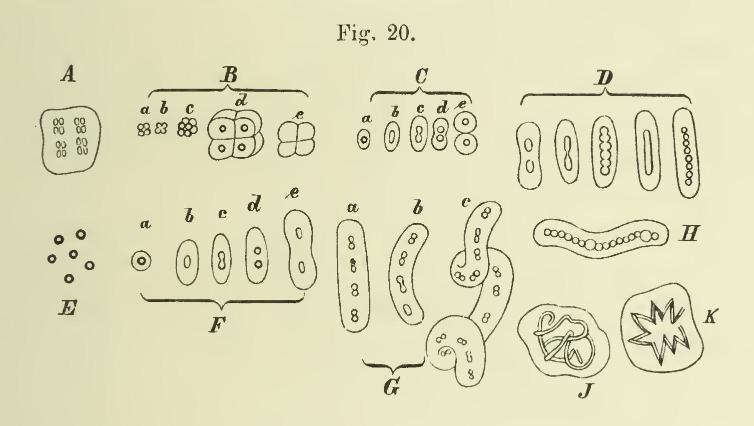
[1]) Fortschritte der Medicin, III, 1885, No. 19.

[2]) Fortschritte der Medicin, I, 1883, S. 206.

Zopf gegenüber ausgesprochen habe, nennt bei Bakterien jedes kuglige oder ellipsoide Gebilde Kokkus, höchstens mit Ausnahme der endogenen Sporen. Wenn man aber so verfahren will, ist die Confusion ganz unvermeidlich und man kann es dann kaum Jemanden übelnehmen, wenn er die Protoplasmakügelchen der Mastzellen auch Kokken nennen will.

Wir haben von den Kokken streng auszuschliessen alle Fructifications- und Dauerzellen, mögen sie morphologisch noch so ähnlich sein, ferner alle Degenerations- und Zerfallsformen. Die Kokkenform oder der Kokkus ist eine normale, vegetative, direct als solche theilungs- und vermehrungsfähige Form.

Fig. 20.



V. Sowohl die Einzelzellen als die Formverbände derselben können durch die aufquellenden Schichten der Membran zusammengehalten kleinere oder grössere Schleimfamilien, Gallertstöcke, Palmella oder **Zoogloea** bilden (cfr. S. 75). Nach de Bary's [1]) Zusammenfassung stellen dieselben „je nach Species und Kulturform gelatinöse Schichten oder Häute dar, welche die Oberfläche des festen oder flüssigen Substrats bedecken, oder aber, in Flüssigkeit suspendirt, klumpige, nicht selten lappig verzweigte Massen verschiedenartigster Form. Die gallertigen Zellmembranen sind in ihnen entweder in eine homogene Masse zusammengeflossen, oder nach den Einzelzellen und Specialverbänden geschichtet."

[1]) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, S. 495.

Als besondere Specialverbände trifft man in grösseren Zoogloeen die Fäden, ferner die Tetraden, Fig. 20 A, die Packete, Fig. 20 B; man beobachtet dabei neben diesen Formen auch meist die verschiedenen Uebergangsformen, doch sind im Allgemeinen die Verbände gut ausgesprochen, weil die Zoogloea als eine Ruheform nicht zu schnellen Veränderungen führt. Ein anderer auffallender Specialverband wird durch Askokokkus, Fig. 11 A, repräsentirt. In dieser Zoogloea sind schon makroskopisch kuglige oder ovale Körperchen a, b zu erkennen, welche mikroskopisch aus haufenweise angeordneten Kokkenballen bestehen, welche durch eine resistente Gallerte von fast knorpelartiger Consistenz umgeben und von den anderen Theilen c der Kokkenzoogloea etwas getrennt sind. Bei der Kokkenform von Beggiatoa roseo-persicina bilden sich solide maulbeerförmige Zellanhäufungen, welche oft durch Aufnahme von Wasser zunächst zu Hohlkugeln werden, deren Wand von einer einfachen Schicht kugliger Zellen gebildet wird. Reisst diese Schicht ein, so bilden sich Hohlnetze oder netzförmige Zoogloeen, Fig. 11 B.

Bei einzelnen Bakterien ist die kuglige oder stäbchenförmige Zelle von einer Kapsel, Fig. 20 C, umgeben, welche annähernd die Form zeigt wie die eingeschlossene Zelle. Schon bei derartigen Kapselbildungen erfolgt nicht immer sofort nach der Theilung der Zellen auch eine Theilung der Kapseln, sondern man findet auch längere Kapseln D, welche mehrere Zellen in verschiedene Entwicklungsstadien umschliessen können und gerade in solchen Kapseln sieht man sehr häufig die bereits in Fig. 13 (24—29) schematisch dargestellte Bildung und Auflösung von Pseudostäbchen.

Die Bildung der bei Leuconostoc vorhandenen Zoogloeaform zeigt die Fig. 20 E bis H. Nach van Tieghem[1]) zerreisst erst die äussere Membran der Spore E, dann hebt sich unter starker Vergallertung eine zweite Membran ab, so dass die Zelle bei a von einer Gallerthülle umgeben ist, dann verlängert sich die Zelle, theilt sich, während die Gallerthülle die sämmtlichen Zellen umfasst, so dass sich successive die Formen von F und G bilden. In diesen Gallertmassen sind die Zellen immer in Reihen angeordnet, bald

[1]) Annales des Sciences naturelles, Botanique, T. VII, 1878, S. 191.

wie bei G etwas mehr von einander entfernt, bald wie bei H rosenkranzförmig angeordnet. Benachbarte Gallertschläuche berühren sich, verschmelzen mit einander und es entstehen grosse, knorpelharte, Froschlaich ähnliche Massen, in denen Ketten der Kokkenform eingebettet sind. Erst bei Erschöpfung des Nährbodens nimmt die Consistenz der Zoogloea ab, die Massen zerfliessen und die eingeschlossenen Zellen können wieder frei werden.

Eine ebenso auffallende Zoogloeaform bilden die Kefirkörner[1]. Dieselben stellen höckerige oder warzige, blumenkohlähnliche, weisse Körner von Hirsekorn- bis zu Wallnussgrösse dar, welche von zäher elastisch-praller und in trocknem Zustande von knorpelartiger Consistenz sind. In dieser Zoogloea befinden sich Stäbchenbakterien in Fadenform, Milchsäurebakterien und ein Sprosspilz oder Hefeform vereinigt. An der Form der Zoogloea haben die Stäbchenbakterien den hervorragendsten Antheil, so dass morphologisch die anderen Formen zurücktreten, während biologisch eine hochinteressante Symbiose vorliegt, da keine der Arten ohne die andere die volle Wirkung zu entfalten vermag.

Die in Fig. 20 J und K dargestellte Form einer Zoogloea wurde früher als Gattung Myconostoc beschrieben; bei dem Zerfalle der gewundenen, bisweilen mehr spiralig angeordneten Fäden machen die Zerfallsproducte den Eindruck von bald mehr geraden, bald von deutlichen schraubigen Stäbchen, so dass höchst wahrscheinlich nur eine Zoogloea einer vielleicht pleomorphen Art vorliegt, deren übrige Formen noch nicht sicher bekannt sind. Die Umhüllung der Fäden wird von einer ähnlichen Gallerthülle gebildet wie bei Askokokkus.

Aus diesen Angaben über die wichtigsten Formen der Zoogloea und aus den früheren Mittheilungen über den allgemeinen Formwerth der Zoogloea, S. 83, ergiebt sich, dass die einzelnen Erscheinungsformen der Zoogloea unter einander nur quantitativ unterschieden sind und sich bei genauerem Studium immer mehr Uebergangsformen herausgestellt haben. Das charakteristischste in der Zoogloea ist nicht

---

[1]) Kern, Botanische Zeitung, 1882, S. 264: Hueppe, Deutsche med. Wochenschrift, 1884, No. 48; de Bary, Vorlesungen über Bakterien, 1885, S. 10 und S. 76, kommt zu ähnlichen Anschauungen, wie ich sie l. c. gegeben habe.

die äussere, durch mechanische und chemische Einflüsse in hohem Grade bestimmbare, Erscheinungsform, welche man früher selbst zu Gattungsabgrenzungen für genügend hielt, sondern in erheblich höherem Grade die Anordnung der Zellen in der Zoogloea. Der Werth der Wuchsform Zoogloea deckt sich deshalb im Wesentlichen für Gattungs- und Artbestimmungen mit dem Werthe, welchen die mehr oder weniger charakteristische Verbindungsweise der Einzelzellen zur Gattungs- und Artabgrenzung besitzt. Aus diesem Grunde ist es auch ganz überflüssig und verwirrend die verschiedenen Formen der Zoogloea mit besonderen Namen zu belegen und es widerspricht schon unserem jetzigen Wissen nur nach der Form der Zoogloea noch länger Gattungen wie Askokokkus, Clathrocystis, Leuconostoc, Zoogloea ramigera, Myconostoc aufrecht zu halten.

Kann man mit den bisher betrachteten Formmerkmalen Gattungen und Arten unter den Bakterien unterscheiden? Nägeli hatte eine derartige Möglichkeit principiell geleugnet und Cohn hatte nur seine Cattungen für natürliche gehalten, während er nur nach Formmerkmalen bestimmte Arten als Formarten angesehen wissen wollte. Gegenüber den wenigen Formmerkmalen, welche Cohn berücksichtigen konnte, haben Koch und seine Schüler durch Kultur unter den verschiedensten Bedingungen die Zahl der Formmerkmale erheblich vermehrt und eingehend gezeigt, dass unter Berücksichtigung der auf diese Weise wahrnehmbaren Formeigenthümlichkeiten rein morphologisch in ausgedehnter Weise Differenzen unter den verschiedenen Bakterien zu erkennen sind. Ferner zeigte sich, dass nicht alle Formmerkmale gleichwerthig sind, sondern dass nach meiner Auffassung die Einzelformen in ihrer eigenthümlichen Constanz unter gleichbleibenden Bedingungen, in der Breite der Variabilität bei geänderten Bedingungen, auf primäre Artunterschiede der Bakterien hinweisen. Von den anderen Formen schien mir wieder die Verbindungsweise der einzelnen Zellen ein relativ constantes Merkmal, wenn man das Entwicklungsstadium berücksichtigt, während ich für wirkliche Artbestimmungen die Zoogloea an sich als zu inconstant betrachten musste. Aus früher schon dargelegten Gründen hat sich trotzdem aber die Form der Zoogloea gerade zur schnellen Orientirung und Differentialdiagnose als besonders werthvoll

herausgestellt, wobei allerdings nicht zu übersehen ist, dass bei der Zoogloea die Form der Einzelzellen und ihrer Verbände immer gleichzeitig mit berücksichtigt wird.

Wenn man aber auch alle Wuchsformen der Einzelzellen und ihre Verbände unter gleichbleibenden und unter variirten Bedingungen berücksichtigt, so vermag man doch nur eine Summe von specifischen Merkmalen anzugeben, welche zunächst nur zur Abgrenzung von Formarten genügt. Da aber mit Zunahme der Zahl der Formmerkmale unter denselben auch mit grösserer Wahrscheinlichkeit primäre Formmerkmale erwartet werden dürfen, werden auf diese Weise kenntlich gemachte Formarten den ächten Arten auf jeden Fall näher kommen als es bei den Formarten der Fall sein konnte, wie sie Cohn 1872 provisorisch abzugrenzen versuchte.

Aber darüber darf man sich trotz aller Fortschritte im Einzelnen nicht täuschen, dass im Princip diese Artbestimmung dieselbe ist, wie Cohn und Schröter sie bereits 1872 durchgeführt haben, als sie alle ihnen bekannten Formmerkmale zur Bestimmung von Gattungen und Arten erforderlich erklärten.

X.

Fructification der Bakterien.

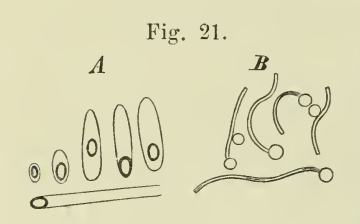
Zum endgültigen Beweise, dass eine durch die Summe ihrer bekannten Wuchsformen bestimmte Art nicht nur wahrscheinlich, sondern wirklich eine ächte naturhistorische Art ist, gehört die Kenntniss der Fructification, welche erst das Wissen über die Wuchsformen und die Entwicklung wissenschaftlich abschliesst.

Die erste Angabe von Sporen bei Organismen, welche zu den Bakterien gerechnet wurden, verdankt man Perty.[1]) Die Gattung Sporonema, welche er aufstellte, soll nach ihm im Gegensatze zu

[1]) Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, 1852, S. 181.

den meist deutlich gegliederten Fäden der Gattung Metallacter (Bacillus), cylindrische, ungegliederte, scheinbar hohle Fäden besitzen und „der Faden schliesst an einem Ende (selten an beiden) ein, manchmal auch zwei elliptische Körperchen (wohl Sporen) ein“. Die elliptischen Sporen, Fig. 21 A, sind meist etwas kleiner als die Zelle: „es giebt solche, wo die Spore breiter ist als der Faden, daher diesen etwas auseinander treibt“. Aehnliche Gebilde, welche er allerdings nicht ausdrücklich als Sporen beschreibt, aber in auffallend ähnlicher Weise, Fig. 21 B, zeichnet, wie Prazmowski später die Sporen von Vibrio rugula, Fig. 22 G d, finden sich bei einer als Spirillum undula beschriebenen Art.

Fig. 21.



Das Verdienst, diese Gebilde von Neuem aufgefunden und ihre Bedeutung im Wesentlichen erkannt und experimentell sicher gestellt zu haben, gebührt Pasteur.[1]) Bei seinen Untersuchungen über die Krankheiten der Seidenwürmer beobachtete er 1865 in den Bakterien Körperchen, welche stärker lichtbrechend waren als der Rest des Bakterienkörpers, und die er deshalb auch mit Kernen verglich. Diese Körperchen waren aber auch widerstandsfähiger als die Vibrionen selbst, so dass Pasteur die Bildung der Körperchen als eine Art Parthenogenesis der Vibrionen bezeichnete. Was Pasteur entgangen war, war der Nachweis, dass diese Körperchen auch wirklich auskeimen können, also auch morphologisch ächte Sporen sind.

Schon 1824 hatte Bory de St. Vincent die Beobachtung gemacht, dass todter „Vibrio Bacillus“ in einer verstöpselten Flasche sich sehr lange am Boden unverändert erhält. Aehnliche Beobachtungen über die Bildung eines resistenten Bodensatzes deutete Cohn[2]) dahin, dass die Bakterien beim Uebergang in den Ruhezustand schwerer als Wasser werden, „was wohl mit der Bildung von Dauerzellen und Verdichtung des Plasma in denselben zusammenhängen

[1]) Études sur la maladie des vers à soie, 1870, I, S. 168, 228, 256.

[2]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I, Heft 2, 1872, S. 144.

mag". Direct beobachtete Cohn erst 1876[1]) die Bildung von glänzenden, sporenähnlichen, in den zu Fäden verbundenen, aber auch in isolirten Gliedern von Bacillus subtilis derart, dass die Spore die Höhle des Gliedes „nicht ganz ausfüllt, sondern von der leeren Zellhaut beiderseits umgeben ist". Die Berechtigung, diese Gebilde als Dauerzellen aufzufassen, erwies er noch etwas genauer als Pasteur dadurch, dass dieselben durch die Siedehitze des kochenden Wassers erst nach längerer Zeit vernichtet wurden. Die Berechtigung, dieselben als Sporen aufzufassen, bewies Cohn auch morphologisch durch ihre Keimfähigkeit. Hiermit war zum ersten Male trotz mancher noch bestehen gebliebener Unsicherheiten in Einzelheiten die Entwicklung einer Bakterienart von Spore zu Spore nachgewiesen. Durch die Experimente von Pasteur und Cohn, durch die morphologischen Beobachtungen von Perty, Pasteur und Cohn und vor Allem durch den directen Nachweis der Keimfähigkeit durch Cohn war zweifellos sicher gestellt, dass bei einzelnen Bakterien eine ächte Fructification vorkommt.

Unmittelbar darauf gelang Koch[2]) derselbe Nachweis für den Bacillus anthracis und Salomonsen[3]) machte die kurze Angabe vom Auftreten von Dauerzellen bei Kettenkokken in faulendem Blut: „Man findet dann in den Ketten Glieder von genau demselben Aussehen, wie die bei gewissen Bakterien und Bacillus beobachteten „Dauersporen", wie diese zeichnen sie sich durch starke Lichtbrechung aus und bei einer gewissen Einstellung tritt die charakteristische rothgelbe Farbe hervor. Sie treten nicht mit bestimmten Zwischenräumen auf, sondern finden sich ganz unregelmässig zwischen die unveränderten Glieder eingestreut, bald vereinzelt, bald zwei, drei oder mehrere aneinander gereiht, ja bisweilen unterliegen fast alle Glieder der Kette der genannten Metamorphose und die unveränderten Glieder — die nach und nach ganz zu verwelken scheinen — sind in entschiedener Minorität; das letztere Verhältniss habe ich nur gefunden, wenn das Blut längere Zeit bei hoher Temperatur (40° C.) hingestellt war."

[1]) ibid. II, Heft 2, 1876, S. 263.
[2]) ibid. II, Heft 2, 1876, S. 277.
[3]) Botanische Zeitung, 1876, S. 620, Anmerkung.

Im folgenden Jahre bestätigten Pasteur und Joubert[1]) in höchst anerkennender Form die Entdeckung Koch's von der Bildung der Sporen bei Bacillus anthracis und Pasteur giebt bei dieser Gelegenheit (l. c., Bd. 85, S. 103) auf Grund seiner früheren und neuen Beobachtungen eine charakteristische Darstellung der Frage, bei der ihn ausschliesslich der physiologische Standpunkt interessirte. Er findet in der Sporenbildung „une mode de génération des vibrions qui avait passé inaperçu et dont l'importance physiologisque grandit chaque jour. Il consiste essentiellement dans une formation de corpuscules, qu'on peut appeler kystes, spores ou conidies, suivant le point de vue où l'on se place pour la classification du genre vibrionien. Je me servirai volontiers de l'expression de corpuscules brillants, qui rapelle un caractère fréquent dans ces sortes de germes et qui frappe l'attention de l'observateur, ou celle de corpuscules-germes, qui rapelle leur fonction physiologique."

Diese einseitige physiologische Auffassung, welche die correcte Darstellung der morphologischen Seite als etwas ganz Nebensächliches hinstellt, ist später auch in Deutschland unter den Aerzten sehr beliebt geworden, so dass man im Allgemeinen sich daran gewöhnte, bei der Dauerform die Dauer einseitig zu betonen und die Form fast unberücksichtigt zu lassen. In dieser einseitigen Betonung der Dauer liegt aber ein Grund zu vielen Missverständnissen, da dieselbe nur bei den Experimenten über Generatio spontanea und Desinfection in so auffallendem Maasse in den Vordergrund tritt. Der biologische Werth der Dauerform liegt aber viel weniger in der Resistenz gegen so extreme Eingriffe, wie Siedehitze und viele Chemikalien im Experimente sie darstellen, als darin, dass, wie ich ausführte,[2]) die Dauerform „die Erhaltung der Art unter den natürlichen Verhältnissen ihres Vorkommens sicher, sicherer wenigstens als die vegetativen Zellen gewährleistet".

Dass eine beträchtliche Resistenz gegen manche experimentelle Eingriffe vorhanden sein kann ohne Bildung besonderer Dauerzellen,

---

[1]) Comptes rendus, 1877, Bd. 84, No. 18, Bd. 85, No. 3.

[2]) Fortschritte der Medicin, III, 1885, No. 19 und deutsche med. Wochenschrift, 1885, S. 758.

zeigte Miquel[1]) und besonders van Tieghem,[2]) welche eine Bacillusart beschrieben, welche in neutraler Lösung bei 74° wächst und Sporen bildet und deren vegetative Zellen erst bei 77° erliegen. Eine Mikrokokkenart wächst nach Miquel[3]) in nicht neutralisirter Bouillon noch bei 88 und in neutralisirter Bouillon selbst noch zwischen 91 und 93°. Duclaux giebt sogar an,[4]) dass die vegetativen Zellen einer Clostridiumart, welche er Tyrothrix tenuis nennt, in neutralen Lösungen erst zwischen 90 und 95° absterben, in schwach alkalischen aber selbst über 100° ertragen, und die vegetativen Zellen von Tyrothrix filiformis sollen in Milch gleichfalls 100° ertragen, während die Sporen dieser Arten erst zwischen 110 und 120° getödtet werden.

Wenn man mit diesen Angaben, welche allerdings nur Ausnahmen darstellen, vergleicht, dass nach Brefeld[5]) zur Tödtung der Dauersporen von Bacillus subtilis die 3stündige Einwirkung der Siedetemperatur des Wassers oder die Wärme des Oelbades von 105° 1/4 Stunde, von 107° 10 Minuten, von 110° 5 Minuten erforderlich ist und dass nach Fitz[6]) die Dauersporen von Bacillus butylicus „je nach dem Alter und der Qualität der Sporen und je nach dem Medium“ bei der Siedetemperatur des Wassers in 3 bis 20 Minuten, bei 95° zwischen 2 und 6 Stunden, bei 80° zwischen 7 und 11 Stunden erliegen, ja dass andere endogene Sporen, wie die der Bakterien der blauen Milch, noch leichter erliegen, so wird eine gewisse Reserve gegen eine einseitige Betonung der Dauer wohl am Platze sein.

Mag auch in den angeführten Temperaturangaben manche Einzelheit nur für die bestimmte Versuchsanordnung gelten, mag auch bei den hohen Temperaturen von Duclaux eine absolut sichere Trennung der vegetativen Zellen von Sporen nicht vorhanden gewesen sein, so geht das Eine doch zweifellos aus diesen Beobachtungen her-

---

[1]) Annuaire de l'observatoire de Montsouris pour l'an 1881 u. 1885, S. 574.

[2]) Bulletin de la Société Botanique de France, Tome 28, 1881, S. 35.

[3]) Les Organismes vivants de l'atmosphère, 1883, S. 148 und 183.

[4]) Annales de l'Institut National Agronomique, 1882, S. 22.

[5]) Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, IV, 1881, S. 51.

[6]) Bericht der deutschen chemischen Gesellschaft, Bd. 15, 1882, S. 870.

vor, dass zwischen den am wenigsten und den am meisten widerstandsfähigen vegetativen Zellen und den resistentesten Dauersporen ganz allmähliche Uebergänge vorkommen. Die Desinfectionspraxis muss fortwährend darauf bedacht sein, Mittel und Methoden aufzufinden, welche den schwierigsten Verhältnissen genügen. Neben dieser praktischen Angabe erfordert die wissenschaftliche Lösung der Frage der Dauerformen aber von Fall zu Fall, für jede Art gesondert die besondere Resistenz der Dauerform unbekümmert um die extreme Resistenz der Dauerzellen einzelner Arten zu prüfen. Bei einer solchen Prüfung ist die morphologische Lösung der Frage, die Ermittelung der besonderen Fructificationsform, ebenso wichtig wie die experimentelle Ermittelung des Grades und der besonderen Richtung der Widerstandsfähigkeit gegen natürliche, die Art bedrohende, und gegen besondere experimentelle Eingriffe.

In morphologischer Hinsicht ermittelte zunächst van Tieghem die Fructification von Bakterien der verschiedensten Gattungen, bei denen dieselbe noch nicht bekannt war. Bei den Ketten der Kokkenform von Leuconostoc[1]) fand er, wie er meinte als Erster bei einer derartigen Form, dass sich einzelne der kugligen Zellen, Fig. 20 H, Fig. 23 G, a, d, am Ende oder regellos im Verlaufe der Kette vergrössern unter Erhaltung der Kugelgestalt, und „dans chaque d'elles il se forme une spore“, Fig. 23 G, b, c. Dieser Wortlaut sowohl als die wiederholte Betonung dieser Beobachtung lassen es sicher erscheinen, dass van Tieghem diese Sporen zuerst für morphologisch identisch mit der Sporenbildung bei Bacillen gehalten hat. Uebrigens sollen sich nicht in allen vergrösserten, als Cellules sporifères bezeichneten kugligen Zellen Sporen bilden, sondern einzelne derselben können sich auch einfach als vergrösserte Zellen erhalten. Dann beobachtet van Tieghem[2]) bei einer starren Schraubenbakterie, welche der Form nach zu Cohn's Gattung Spirillum gehörte, und welche in gewissen Entwicklungsstadien Amylumkörner enthielt, die Bildung von Sporen. Die Einzelglieder bildeten

[1]) Sur la gomme de Sucrerie. Annales des Sciences Naturelles. Botanique, T. VII, 1878, S. 150.

[2]) Développement du Spirillum amyliferum. Bulletin de la Société Botanique de France, 1879, T. 26, S. 65.

eine Windung, wie es Figur 22 H, a andeutet; nach Erreichung von 2 Schraubengängen, wie bei b, trat Theilung ein. In jedem Einzelgliede bildete sich eine Spore, und bei einer Schraube von 2 Touren fanden sich 2 Sporen, welche bald gleich gerichtet, bald an den entgegengesetzten Enden lagen. Diese Sporen, welche ungefähr den Durchmesser der Spirille besassen, keimten derart, dass sich der kurze anfangs gerade Keimschlauch krümmte, einen und dann zwei Schraubengänge bildete, worauf die Theilung eintrat. Die erste Sporenbildung bei Schraubenbakterien ist demnach bei einer Art beobachtet, welche der Form nach als Spirillum bezeichnet wurde. Weiter fand aber van Tieghem[1]) auch bei einer beweglichen Schraubenbakterie von 5 bis 8 Windungen, welche keine deutliche Gliederung erkennen liess, Sporenbildung unter Auftreten einer Gliederung derart, dass sich auf eine Windung, wie in Figur 22 H, g, 4 kurze Glieder bildeten. In jedem solchen Gliede bildete sich eine Spore, so dass sich bei 8 Windungen 32 Sporen fanden. Auch bei Vibrio serpens, der nach Cohn sogar besser zu Spirillum gestellt wird und eine Art Mittelstellung einnimmt, fand van Tieghem die letztgeschilderte Art der Sporenbildung.

In höchst unklarer Weise geben Geddes und Ewart[2]) eine Beschreibung der Sporenbildung und Auskeimung von Spirillum undula; die frei gewordenen, in einem Faden gebildeten Sporen kapseln sich ein, die Kapseln theilen und vermehren sich, die Sporulae schlüpfen aus, keimen in Kommaform, welche zum Spirillum auswächst. Auch für die Gattung Mikrobakteria wurde von Ewart[3]) die Beobachtung der Sporenbildung für Bakterium termo behauptet, doch handelte es sich um irgend eine nicht genauer bestimmte Bacillusart.

Van Tieghem[4]) fand zwei chlorophyllführende Bakterien, deren eine, welche in Kurzstäbchen vorkam, Bakterium viride, deren

---

[1]) Sur les spores de quelques bactéries, ibid. S. 141.

[2]) Proceedings of the Roy. Soc. Vol. XXIV, 1878, S. 481.

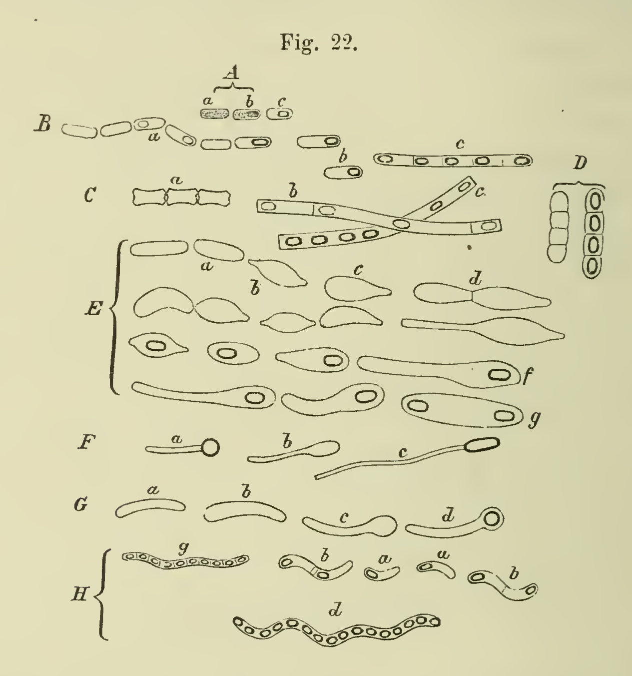
[3]) ibid., S. 474.

[4]) Observations sur les bactériacées vertes. Bulletin etc. 1880, T. 27, S. 174.

andere, welche in Langstäbchen auftrat, Bacillus virens genannt wurde. Den Bacillus virens war van Tieghem geneigt mit Perty's Sporonema für identisch zu halten. Beide Arten zeigten dieselbe Sporenbildung wie die chlorophyllfreien ächten Bacillen.

Prazmowski[1]) machte zuerst auf Differenzen in der Sporenbildung der Stäbchenformen aufmerksam. Bei einzelnen Arten, Bacillus im engeren Sinne, änderte sich die Form des Stäbchens

Fig. 22.



nicht wesentlich, Fig. 22 B, bei anderen, Clostridium, dagegen änderten die Zellen erst ihre Gestalt, erfuhren an einer Stelle eine Auftreibung, und die Spore bildete sich in einer erweiterten Zelle, Fig. 22 E. Auch für die den Schraubenbakterien nahe stehende Gattung Vibrio machte er eine ähnliche Beobachtung. Die gekrümmten Einzelzellen, Fig. 22 G, a, verdicken sich gleichmässig (b) unter Auftreten feiner Granulationen im Inhalt. „Nach einiger

---

[1]) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, 1880.

Zeit (l. c. S. 43) tritt an dem einen Ende des verdickten Stäbchens eine kuglige Anschwellung zum Vorschein; das Stäbchen sieht dann, c, einem Komma ahnlich. In der kugligen Endanschwellung sammelt sich nach und nach der gesammte Inhalt des Stäbchens und gestaltet sich (d) schliesslich zu einer ebenfalls kugligen Spore."

Bis zum Jahre 1880 waren demnach scheinbar zweifellos bei allen Gattungen der Bakterien, wie sie Cohn 1872 aufgestellt hat, im Innern der Zellen gebildete, endogene Sporen nachgewiesen. Die Wichtigkeit dieser Ermittelungen, welche in dem Nachweise einer identischen Fructification gipfeln, benützte zuerst van Tieghem, um die Bakterien gegen die übrigen Spaltpflanzen abzugrenzen.

Van Tieghem, entwickelte zunächst allgemein die Ansicht, dass im Gegensatze zu der bis dahin herrschenden Ansicht, welche in der Bezeichnung Spaltpilze einen Ausdruck gefunden hatte, die Anwesenheit von Chlorophyll durchaus kein Grund sei, um Mikroorganismen nur wegen dieses Umstandes von den Bakterien auszuschliessen. Seine beiden chlorophyllführenden Arten gehörten sicher zu den Bakterien, weil sie dieselben Formen, aber auch dieselbe Fructification besitzen, wie ähnliche chlorophyllfreie Formen oder Arten. Nach van Tieghem darf man nur die Sporenbildung zur Trennung der Bakterien von den Spaltalgen benutzen, aber nicht den Mangel an Chlorophyll. Unter den Bakterien giebt es chlorophyllfreie und chlorophyllführende Arten; aber das Chlorophyll ist rein, während es bei den blaugrünen Spaltalgen mit Phycocyanin gemischt ist. Die Fructification soll aber nach seiner Auffassung durchaus verschieden und deshalb ausschlaggebend sein.[1]) „Dans les Oscilarinées, ce sont de simples cellules végétatives qui transforment un peu leur contenu tout entier, qui épaissent un peu et transforment leur membrane, et voilà tout: le resultat donne des cellules durables bien plutôt que des spores. Dans les Bactériacées, au contraire, ce sont des corps spéciaux de formation endogène, trés différents par leur forme et l'ensemble

---

[1]) Bulletin de la Société Botanique de France, 1880, T. 27, S. 178.

de leur propriétés des cellules végétatives qui les produisent dans leur sein, et qui disparaissent en les mettent en liberté, ce sont, en un mot, de véritables spores."

Später legte van Tieghem[1]) diese Anschauung noch einmal dar. Er schied die Spaltpflanzen, welche nach ihm als Cyanophycées die I. Ordnung der Algen bilden, nach der Fructification in zwei grosse Gruppen. Der erste Tribus, Nostocacées, war durch die Bildung von Cysten abgegrenzt, gegen den zweiten Tribus, Bactériacées, welche endogene Sporen bilden. Die Cysten sind gewöhnliche Zellen des Thallus, welche sich vergrössern, die Farbe ändern, ihre Membran verdichten und dadurch in den Ruhe- und Dauerzustand treten. Beim Auskeimen nimmt das Protoplasma der Cyste seine ursprüngliche Farbe wieder an, theilt sich wieder in derselben Richtung wie zur Zeit als es Theil des Thallus war, zerreisst dabei die äussere Membran und verlängert sich zu einem neuen Thallus, der entweder Fäden oder flächenartige Schichten oder Massive von körperlich angeordneten Zellen darstellt.

Die endogenen Sporen der Bakterien dagegen bilden sich einzeln in je einer Zelle durch theilweise Anhäufung des Inhalts und bekleiden sich mit einer Membran, werden latent und können wieder frei werden und auskeimen durch Resorption der primitiven Membran.

Diese einfachen, klaren Unterscheidungen zwischen Cysten und endogenen Sporen müssen aber wohl doch zu einer Abgrenzung nicht ganz genügen, denn van Tieghem zählt z. B. nach dieser Auffassung Beggiatoa nicht zu den Bakterien, sondern zu den Cysten bildenden Nostocaceen, während er Crenothrix und Cladothrix, trotzdem deren Fructification durchaus keine Berechtigung dazu giebt, zu den endogene Sporen bildenden Bakterien rechnet. Leuconostoc dagegen, dessen Sporen er früher wiederholt als endogen gebildet hingestellt hatte, bringt er nicht mehr unter den Bakterien, sondern unter den Nostocaceen, so dass er die Sporen nicht mehr als endogene, sondern als einfache Cysten auffasst.

Von den übrigen Botanikern hatte keiner versucht trotz der principiellen Bedeutung der Fructification bei der Systematik der-

[1]) Traité de Botanique, 1884. S. 1103.

selben Rechnung zu tragen. Der Hauptgrund war wohl der, dass die Fructification bei zu wenig Arten erst beobachtet war, während bei der weitem überwiegenden Mehrzahl der Bakterien nur die Wuchsformen und selbst diese nur zum Theil bekannt waren. Die meisten zogen es deshalb vor, die systematische Gruppirung der Bakterien nur nach den Formen durchzuführen und nebenbei anzugeben, bei welchen der auf diese Weise bestimmten Bakterien Sporenbildung beobachtet war. In dieser Weise verfuhr Cohn und im Anschlusse an ihn Rabenhorst-Winter und Frank; cfr. S. 34.

Auch Zopf, welcher sich wiederholt sehr entschieden gegen das System von Cohn ausspricht, machte nicht einmal einen Versuch die Fructification zu würdigen. Trotz aller Angaben von den Fortschritten seines Systems bewegt sich dieses System principiell in derselben Bahn wie das von Cohn, indem er nur nach den Formen eintheilte. Zopf theilte 1883 in der ersten Auflage seines Werkes über die Spaltpilze die Bakterien in 4 Gruppen:

1. Kokkaceen: besitzen nur Kokken und durch Aneinanderreihen von Kokken auch Fadenform.
2. Bakteriaceen: bilden Kokken, Kurzstäbchen, Langstäbchen und Fäden, welche keinen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen.
3. Leptothricheen: bilden Kokken, Stäbchen, Fäden, welche einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen, und Schraubenformen.
4. Cladothricheen: bilden Kokken, Stäbchen, Schrauben, Fäden, welche Verzweigung zeigen.

Bei dieser ersten Gruppirung hatte Zopf, 1883, beherrscht von der „Theorie der Wandelbarkeit der Formen nach dem Substrat" nur die wirklich oder angeblich pleomorphen Arten berücksichtigt, während die monomorphen oder relativ einförmigen Arten anhangsweise behandelt waren. In der 3. Auflage seines Werkes, 1885, dagegen versuchte er alle Arten, soweit sie bekannt waren, nach ihren Formen zu berücksichtigen. Auf diese Weise kommt es, dass bei gleichgebliebenen Namen der 4 Hauptgruppen nur die 3. und 4. Gruppe

Leptothricheen und Cladothricheen 1885 noch dieselben Bakterienarten umschliessen, wie 1883. Die Kokkaceen umfassten 1883 nur Leuconostoc, während 1885 die Gruppe Kokkoceen die Gattungen Streptokokkus, Mikrokokkus, Askokokkus, Merismopedia, Sarcine umfasst und Leuconostoc ausschliesst. Die Abgrenzung der Gattungen ist fast dieselbe geworden wie bei Cohn's gleichnamigen Gattungen.

Die Gruppe Bakteriaceen umschloss 1883 Cohn's Gattungen Bakterien und Bacillus, unterschied aber die Gattungen in Bakterien und Clostridium. Die gleichgenannte Gruppe wurde dagegen 1885 in die Genera: Bakterium, Spirillum, Vibrio, Leuconostoc, Bacillus, Clostridium aufgelöst und die Abgrenzung wurde fast dieselbe, wie sie Cohn zum Theil schon 1872 durchgeführt hatte.

Diese Gattungen von Zopf sind ebensosehr oder ebensowenig ächte Gattungen oder nur Formgattungen wie die von Cohn, wenn auch Zopf manche Berichtigungen in Einzelheiten und Erweiterungen durch die Aufnahme der Leptothricheen und Cladothricheen, aber auch manche Unrichtigkeiten durch übertriebene Berücksichtigung des Pleomorphismus brachte. Zur Abgrenzung der Gattungen ist die Fructification principiell nicht verwerthet, sondern sie findet bei den Gattungen und Arten mit einer einzigen Ausnahme nur eine ganz nebensächliche Berücksichtigung, aber keine principielle Würdigung.

Wenn bei den bisher betrachteten Gattungs- und Artabgrenzungen von Fructification die Rede war, so wurde sowohl von den Forschern, welche wie Prazmowski und van Tieghem derselben die erste Stelle zugewiesen wissen wollten, als von denen, welche vorläufig die Formen zur Bestimmung für wichtiger hielten und der Fructification einstweilen bei der Classification nur eine Nebenrolle zuerkannten, wie Cohn, Winter, Frank, Zopf, unter Fructification ausschliesslich die Bildung endogener Sporen verstanden.

Rechnete man Crenothrix zu den Bakterien, so hätten sowohl van Tieghem als Zopf noch auf eine andere Fructification achten müssen, welche morphologisch und physiologisch eine ächte Fructification ist und eine besondere Dauerform liefert. Bei dieser Art

hatten zuerst Cohn[1]) und später Zopf[2]) die Bildung von Gonidien und zwar sogar von zwei Formen derselben, Makro- und Mikro-Gonidien, Fig. 23 A bis E, erkannt. Zopf nahm sich später[3]) selbst die Möglichkeit diese Fructification richtig zu würdigen. Er beobachtete, dass bei Crenothrix, Cladothrix, Beggiatoa beim Zerfalle der Fäden, Schrauben und Stäbchen schliesslich kuglige Zellen resultirten, welche im Stande waren neue Generationen einzuleiten. Aber er nannte alle kuglige Zellen, um den Pleomorphismus dieser Arten recht deutlich zu machen, Mikrokokken resp. Makrokokken und hatte damit ein drastisches Beispiel gewonnen für die Zusammengehörigkeit aller Formen, für die Uebergangsfähigkeit aller Formen in einander oder, wie er es bezeichnete, dafür, dass die Formen Mikrokokkus, Bakterium, Bacillus, Vibrio, Spirillum etc. „blosse Entwicklungszustände von Spaltpilzen“ sind.

Den Zerfall der stäbchenförmigen Glieder in kuglige Gebilde ermittelte auch Giard[4]), bei Crenothrix aber ohne in den kugligen Zellen Mikrokokken zu sehen. Die gerade bei Crenothrix recht deutliche Differenz von Basis und Spitze, Fig. 23 C, E, lässt ihn die Sache so auffassen, wie sie früher von Cohn und anfangs auch von Zopf dargestellt war; die kugligen Zellen sind „microgonidies, formées dans les sporanges ou extrémités renflées des tubes de Crenothrix, par division transversales des articles bacillaires qui constituent ces extrémités.“

Derartige Erwägungen liessen mich gegen Zopf's Auffassung erklären[5]): „Während ich also gern zugebe, dass die von Zopf als Mikrokokken beschriebenen Gebilde wirklich sehr kleine Kugeln sind, muss ich entschieden bestreiten, dass sie ausser der kugligen Gestalt etwas mit dem gemein haben, was man bisher Mikrokokken nannte, und kann sie nur als gonidienartige Bildungen, als Sporen anerkennen.“

---

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II. Heft 3, S. 108.

[2]) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Crenothrix polyspora 1879.

[3]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen 1882.

[4]) Sur le Crenothrix Kühniana. Comptes rendus 1882, Bd, 95, No. 5.

[5]) Fortschritte der Medicin I., 1883, S. 206.

Dieser Sporenbildung durch scheinbar einfachen Zerfall von stäbchenförmigen Zellen stellte ich aber sofort die Bildung der endogenen Sporen in den Stäbchen gegenüber. Während Zopf das Langstäbchen nicht als nur bacillusähnlich, sondern geradezu als Bacillus beschrieb, stellte ich auf Grund der Untersuchungen von Cohn und Prazmowski die Forderung, dass zum Begriffe Bacillus „der stricte Nachweis der Sporenbildung in diesen Stäbchen" gehört. Weiter gab ich sehr bestimmt an, dass das Vorkommen von schraubigen Fäden bei anderen Bakterien über die Schraubenbakterien im engeren Sinne direct nichts aussagt, sondern dass nur die unmittelbare Untersuchung derartiger Bakterien den Werth der Schraubenformen für diesen Fall festzustellen hat.

Bei aller Kürze glaube ich damals einige für die Systematik wichtige Punkte genügend präcise entwickelt und in nuce mitgetheilt zu haben. Diese Punkte sind: dass der entwicklungsgeschichtliche Werth der Formen in verschiedenen Fällen ein durchaus verschiedener sein kann; der Werth einer kugeligen Zelle in der Entwicklung von Bakterien ist nicht immer derselbe, ebenso kann die Stäbchenform und die Schraubenform verschiedene Dignität besitzen. Neben den Formen ist zur Beurtheilung die Fructification von einschneidender Bedeutung und in dieser Hinsicht sind bei den den Formen nach zu den Bakterien gehörigen Spaltpflanzen zwei ganz verschiedene Vorgänge auseinander zu halten, die Bildung der einfachen Sporen oder gonidienähnlichen Bildungen und die der endogenen Sporen. Ferner gestattet gerade der Modus der Fructification oft erst die richtige Beurtheilung der Formen, indem z. B. in dem angezogenen Beispiele für die Systematik ein Stäbchen, in dem sich eine Spore bilden kann, auf anderen Ursprung hinweist als ein Stäbchen, in dem niemals etwas Aehnliches vorkommt.

Bald darauf fand Kurth[1]), dass bei dem Bakterium Zopfii die Kurzstäbchen, Fig. 23, F, a, b, in „Kokken" (c) zerfallen, welche

[1]) Botanische Zeitung, 1883, S. 412.

aber nicht mit den Dauersporen verglichen werden könnten. Für Kurth giebt es eben nur die eine Form von Dauersporen, die endogenen Sporen. Aber Kurth ermittelte, und darin liegt gegenüber der einseitigen Auffassung von Zopf ein Fortschritt, dass physiologisch diese „Kokken“ doch einen höheren Werth besitzen als andere Kokken. Nach seiner Darstellung „müssen die Kokken des Bakterium Zopfii als ein Ruhezustand bezeichnet werden, der unter ungünstigen Verhältnissen das Leben der Art länger zu erhalten vermag als der vegetative Zustand, die Kurzstäbchen.“ Den Grund für die grössere Resistenz der Kokken sieht Kurth in einer Veränderung der Membran. Kurth findet schliesslich, dass, wenn auch keine besonderen morphologischen Unterschiede dieser von anderen Kokken sich auffinden lassen, „in der physiologischen Deutung des Kokkenzustandes“ für diesen Fall eine „wesentlich andere Auffassung Platz greifen muss“. Diese andere Auffassung kann aber nur die bereits vorher von mir entwickelte sein, dass man neben den endogenen Sporen den Begriff der einfachen Sporen oder gonidienähnlichen Bildungen als einer besonderen Form der Fructification und der Dauerzellen anerkennt.

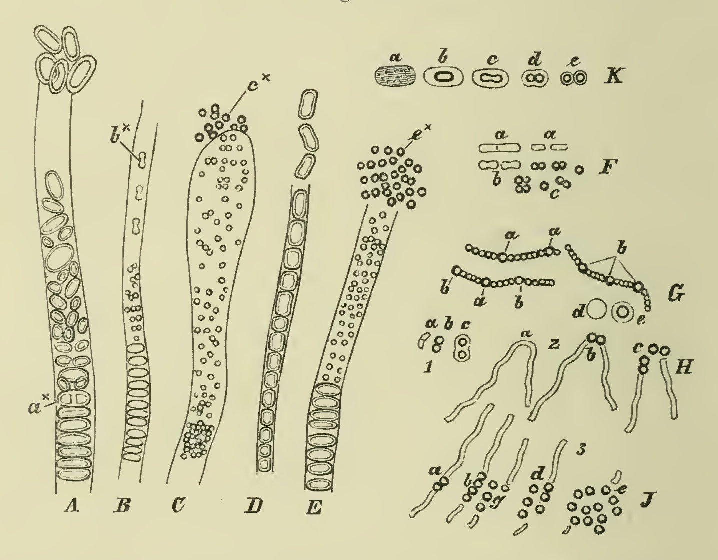
Fast gleichzeitig kam de Bary[1]) zu einer ähnlichen, aber noch mehr verallgemeinerten und im Einzelnen zum Theil genauer präcisirten Anschauung. Auch de Bary schied nicht die Bakterien auf Grund der Bildung von endogenen Sporen von den übrigen Spaltpflanzen, sondern schied die der Form nach als Bakterien zusammengefassten Spaltpflanzen selbst nach dem Modus der Fructification und dem Entwicklungsgange in 2 grosse Gruppen: „Erstens nämlich die Arten mit endogener Sporenbildung: endospore, und zweitens jene ohne dieselbe: arthro- spore Bakterien“. Bei den letzteren „können sich einzelne Glieder einfach aus den Verbänden lostrennen und unter geeigneten Bedingungen die Initialen neuer Verbände werden, haben daher auf den Namen Sporen Anspruch. Im Uebrigen findet zwischen ihnen und den vegetativen Gliedern ein allgemein characteristischer Unterschied nicht statt.

[1]) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, S. 496. Vorlesungen über Bakterien, 1885.

Im Zusammenhang mit der Thatsache, dass die hierher gehörigen Arten theils weniger untereinander conform sind als die endosporen, theils die einzelnen eine grössere Mannichfaltigkeit der Wuchsformen besitzen, ist die Bildung der Zellen, welche als Sporen bezeichnet werden können, nach den Arten im Einzelnen sehr ungleich.“

Die Gliedersporen oder Arthrosporen von de Bary umfassen als der allgemeinere Begriff auch die von mir als einfache Sporen, gonidienähnliche Bildungen, wenigstens morphologisch etwas charakterisirten Dauerformen. Die sehr weite Definition von de Bary lässt die Möglichkeit zu, dass unter Umständen jede der Wuchsformen

Fig. 23.



der Einzelzellen nach den Gattungen und Arten, bald Kokken, bald Stäbchen, bald Schraubenstäbchen als ein solches Glied, aber auch als Gliederspore auftreten kann, vorausgesetzt dass diesen Gliedern eine gewisse und grössere Dauer zukommt als den nur vegetativen Formen, dass sie also die Art sicherer zu erhalten vermögen als die letzteren. Nach den bisher bekannten Thatsachen spricht aber Manches dafür, dass die Bakterien, welche keine endogenen Sporen bilden, einen Dauerzustand nicht in jeder beliebigen Form finden, sondern vorwiegend in der Kokkenform. Nur diese Form überstand

Eingriffe, welche die vegetativen Zellen vernichteten. Für die Leptothricheen nnd Cladothricheen ist dies nachgewiesen und so auffallend, dass man bei Crenothrix schon lange diese Zellen nach Cohn als Gonidien bezeichnete. Für die von Kurth beschriebene Art, deren vegetative Zellen in der Stäbchenform sich abspielen, ist nur für kuglige Zellen der Werth als Dauerform ermittelt. Für bestimmte Schraubenstäbchen habe ich ganz Aehnliches ermittelt,[1]) indem ich fand, dass zum Theil die Einzelzellen, Fig. 23 H, 1 a, zum Theil die entsprechenden Glieder der schraubigen Fäden, H 2 und 3 a, der sogenannten Kommabacillen sich in je zwei stärker lichtbrechende Kügelchen, H 1 b und c, 2 b und c, 3 a bis e, gliedern, welche gegen Austrocknen resistenter sind als die vegetativen Zellen. Aehnliche Mittheilung haben Finkler und Prior[2]) über kuglige Dauerformen bei ihren Kommabakterien gemacht.

Auch bei der Kokkenform, bei der die Frage am schwierigsten liegt insofern, als zwischen verschiedenen Kügelchen eine Differenz schwerer zu erkennen ist, sind nachgewiesene Dauerformen nur in Kugelgestalt bekannt. Die Bildung der Sporen, Fig. 23 G, b und e, in den erweiterten kugligen Zellen, a und d, bei Leuconostoc, wird von van Tieghem selbst jetzt als Bildung von Cysten und nicht von endogenen Sporen, d. h. nach de Bary's Bezeichnung von Arthrosporen, aufgefasst.

Ich acceptire im Folgenden die Bezeichnung Arthrosporen von de Bary einmal, weil sie kurz und gut einen Gegensatz gegen die endogenen Sporen ausdrückt, dann, weil die als Dauerform ermittelten nicht endogenen Sporen sich wirklich wie Einzelzellen oder Glieder eines Verbandes darstellen. Aber ich mache auf Grund der bisherigen Beobachtungen die Einschränkung, dass die Arthrosporen wahrscheinlich nicht in jeder beliebigen Form der Einzelzellen, sondern wohl immer in Kokkenform auftreten.

Diejenigen noch ungenügend bekannten Bakterien, bei denen keine bestimmte Dauerform nachgewiesen ist, rechne ich aus prak-

[1]) Fortschritte der Medicin. III. 1885, No. 19.

[2]) Forschungen über Cholerabakterien. Ergänzungshefte zum Centralblatt für allgemeine Gesundheitspflege, I, 1885, S. 399.

tischen Gründen mit de Bary gleichfalls zu den arthrosporen Bakterien. Ist keine besondere Dauerform bekannt, so ist die Möglichkeit nicht absolut von der Hand zu weisen, dass bei solchen Arten vielleicht die vegetative Form der Art, bald Kokken, bald Stäbchen, bald Schraubenstäbchen oder ein bestimmter Verband derselben zu Fäden oder Zoogloea, im Stande ist die Art zu erhalten. Aber die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, dass in derartigen Fällen bei genauerem Studium sich eine morphologisch bestimmte Dauerform, eine endogene Spore oder Arthrospore in dem oben eingeschränkten Sinne finden wird.

Die Bildung der Arthrosporen, die meist deutliche Zunahme der Lichtbrechung deuten darauf hin, dass eine Contraction der Protoplasma wahrscheinlich mit im Spiele ist. Bei einer nicht genauer bestimmten Art, welche fast dieselben Wuchsformen zeigte wie Kurt's Bakterium Zopfii, vollzog sich bei einer directen Beobachtung die Bildung in folgender Weise, Fig. 23 K; das Protoplasma der Kurzstäbchen (a) wurde körnig, zog sich (b) zu einem stark lichtbrechenden Ellipsoid zusammen, dieses schnürte sich (c) ein, es entstanden (d) zwei stark lichtbrechende Kügelchen, welche sich (e) schnell etwas von einander entfernten. Diese kugligen Arthrosporen waren von einer deutlichen Membran umgeben, welche nach aussen von einem Lichthofe, wohl von einer Gallerthülle herrührend, umgeben war. Aehnlich scheint die Bildung bei dem Bakterium Zopfii, F, und bei Leuconostoc, G, zu sein. Bei den Kommabacillen H und J spricht hierfür, dass die Anfangs näher zusammenliegenden Arthrosporen (a) später (3g und e) etwas weiter auseinanderrücken. Tritt diese Kugelbildung an vielen Gliedern ein, so bilden sich Anhäufungen, Zoogloeen der Arthrosporen, Fig. 23 C, c$^{\times}$; E, e ; F, c; J, e, indem die Gallerthüllen der Membran etwas aufquellen.

Billet[1]) beschreibt die Bildung der Arthrosporen von Cladothrix dichotoma in der Weise, dass sich der Inhalt eines Kurzstäbchens zu einem runden Körper contrahirt, den er mit einem Zellkerne vergleicht; dieser Kern streckt sich dann zur Ellipse, diese schnürt

---

[1]) Sur la formation et la germination des spores chez le Cladothrix dichotoma. Comptes rendus, 1885, Bd. 100, S. 1251.

sich bisquitförmig ein und aus der Theilung resultiren schliesslich nach erfolgter Theilung der Membran zwei Zellen mit je einem Kerne. Die kernhaltige Zelle ist die „cellule sporifère“, der Kern selbst ist nichts anderes als die Spore.

Nach den bisherigen Beobachtungen scheint demnach die Bildung der Arthrosporen mit einer Contraction des Protoplasma zu beginnen und mit einer Theilung in zwei Körperchen aus contrahirtem Protoplasma zu endigen. Die Schutzhülle der Arthrospore scheint dagegen nichts weiter zu sein als die getheilte Membran der Mutterzelle. Wahrscheinlich wird aber von dem contrahirten Protoplasma, der eigentlichen Spore, eine innere Sporenhaut gebildet, um welche sich erst die getheilte Membran der Mutterzelle als äussere Sporenhaut anlegt, so dass man sich wohl am richtigsten die Arthrospore, wie Figur 23 G, e und K, e, vorstellt.

Dass die als Kokken beschriebenen Arthrosporen sich durch manche Eigenthümlichkeiten von den vegetativen Kokkenformen unterscheiden, beobachtete Kurth. Diese Kokken sind theilungsunfähig und können sich nicht als solche vermehren, wohl aber können sie erst nach längerem Latenzstadium wieder keimen und zu einem Stäbchen auswachsen, Fig. 24 D. Die „Kokken“ vermehren sich nur scheinbar, indem sie sich aus einem stärkeren Zerfalle der Stäbchen, Fig. 23 F, b, bilden und am Orte des Zerfalls der Stäbchen anhäufen. Zopf hatte wegen der Zunahme der „Kokken“, wie sie z. B. Figur 23 C bei $c^{\times}$ und E bei $e^{\times}$ schliesslich zu einer „Kokkenzoogloea“ führt, geschlossen, dass es sich bei Cladothrix, Crenothrix, Beggiatoa um eine directe Vermehrung in der Kokkenform handelte. Kurth machte dem gegenüber darauf aufmerksam, dass man auch in diesen Fällen die Uebergangsglieder — z. B. Fig. 23 B $b^{\times}$ bei den Mikrogonidien und A $a^{\times}$ auch bei den Makrogonidien — wohl nie vermisse, welche die Vermehrung der „Kokken“ in ähnlicher Weise auf einen stärkeren Zerfall von nachgeschobenen Kurzstäbchen zurückführen lasse. Zopf[1]) hält dem gegenüber an der übrigens auch schon früher von Cohn angedeuteten Ansicht fest, „dass

[1]) Die Spaltpilze, 3. Aufl., 1885, S. 20.

die Gonidien anderer Spaltpilze, wie die von Crenothrix, die Fähigkeit fortgesetzter Theilung besitzen", ohne dass aber die bis jetzt bekannt gemachten Angaben eine sichere Entscheidung in diesem Sinne gewähren. Ebenso ist die Frage der Schwärmfähigkeit der „Kokken" noch nicht für alle Fälle gelöst. Dass die „Kokken" resp. Gonidien von Crenothrix schwärmfähig sind, haben Zopf und Giard beobachtet; es würde sich also möglicherweise um die Bildung von Schwärmsporen handeln können. Kurth glaubt nach seinen Beobachtungen an Bakterium Zopfii die Sache anders auffassen zu müssen; bei dieser Art sind die fertigen „Kokken", Fig. 23 F, c und Fig. 24 D, a, nicht schwärmfähig, wohl aber die unmittelbar vorausgehenden Uebergangsformen, Fig. 23 F, b, und andererseits auch die kürzesten Stäbchen beim Auskeimen, Fig. 24 D, b. Die Arthrosporen der Kommabacillen vermehrten sich nicht durch Theilung und waren unbeweglich.

Cohn[1]) hatte bereits 1877 beobachtet, dass kurze Spirillenglieder in humor aqueus in Fäden auswuchsen, oder wie er es bezeichnete, dass „Streptothrix aus Vibrio serpens nach 24 Stunden herangewachsen" war. In den langen Spiralen trat perlschnurartige Gliederung ein, wie sie bei den ächten Kettenkokken als Torulaform oder Streptokokkus bekannt ist. Diese Gonidien, als welche Cohn damals diese kugeligen Glieder auffasste und bezeichnete, waren keine besondere Dauerform, sondern würden mehr dem entsprechen, was Zopf als Gliederung von Schrauben und Stäbchen in Mikrokokken bezeichnete. Wie weit es sich bei dieser Gliederung um einen Zerfall von Stäbchen in theilungsfähige, kuglige Zellen handelt, ist noch nicht definitiv entschieden, doch weist Cohn diese Möglichkeit durchaus nicht von der Hand. Gonidien im damaligen Sinne von Cohn würden fast genau dem entsprechen, was Zopf als Mikrokokken beim Zerfall von Stäbchen und Schrauben bezeichnet und sich nur zum Theil mit den Arthrosporen im Sinne von de Bary decken.

Etwas abweichend von der Gliederung von Fäden und Schrauben, wie sie von Cohn, Zopf und mir beobachtet wurde, beschreibt

---

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I, Heft 2.

Neisser[1]) einen der Gliederung bei Crenothrix oder Phragmidiothrix ähnlichen Theilungsmodus bei den endosporen Bacillen der Xerosis conjunctivae, dessen Theilglieder von Cohn als eine Art Gonidienbildung erklärt wurde, so dass in diesem Falle zwei Fructificationsvorgänge, durch Endosporen und durch Gonidien s. Arthrosporen, nebeneinander vorkommen würden, also eine Pleomorphie der Fructificationsorgane wie bei manchen Pilzen vorliegen könnte.

„Dieser Modus besteht darin, dass der einzelne Bacillus zu einer langen 6—8- und mehrgliedrigen Kette von immer breiter werdenden scheibenartigen Theilen auswächst. Das letzte Glied — je nachdem das Auswachsen an einem oder an beiden Enden erfolgt — an einem oder beiden Enden der Reihe ist von birnförmiger Gestalt und ist in allen Durchmessern mindestens doppelt so gross als das schmale, dem ursprünglichen Bacillus entsprechende Anfangsglied. Die dazwischen gelegenen Glieder stellen allmähliche Uebergangsformen dar; sie sind stets, wie schon erwähnt, breiter als lang, so dass ein ganzes derartiges Gebilde den Eindruck einer Keule macht, welche in schmale Scheiben zerschnitten ist. Anfangs liegen diese schmalen Theilglieder dicht an einander gepresst; allmählich rücken sie auseinander und jedes einzelne kleine Theilglied wächst wieder zu einem neuen Bacillus aus. Die Wachsthumsrichtung dieser Theilglieder steht aber senkrecht auf derjenigen, in welcher sich der einzelne Bacillus zu der beschriebenen keulenförmigen Kette ausbildete. Daher kommt es denn auch, dass man keine langen Reihen aus hinter einander gelagerten einzelnen Bacillen findet, sondern mehr oder weniger zu grossen Quadraten vereinigte Haufen der einzelnen Theilglieder.“

Es handelt sich bei dem Auftreten von kugligen Zellen in der Entwicklung von Fäden, Schrauben oder Stäbchen, also möglicherweise um physiologisch differente Dinge, indem bei einzelnen Arten oder Gattungen vielleicht alle diese Glieder eine Ruhe- und Dauerform darstellen, also Gliedersporen in dem angeführten Sinne sind,

[1]) Kuschbert und Neisser, Breslauer ärztliche Zeitschrift 1883, No. 4, Deutsche med. Wochenschrift 1884, No. 21.

während bei anderen Gattungen vielleicht ein Zerfall in theilungsfähige Kokken eintritt und nur bestimmte dieser kugligen Zellen oder Glieder eine Dauerform darstellen. Sollten sich diese Möglichkeiten welche nach den Angaben von Cohn und Zopf vorläufig bestehen, als sicher herausstellen, so würde man für die Zukunft Missverständnissen wohl am besten aus dem Wege gehen, wenn man die so entstehenden sicheren Dauerformen Arthrosporen nennt, während man die sich theilenden Kugeln nicht als Gonidien bezeichnet, weil man im Allgemeinen mit diesem Namen den Begriff der Fructification und des Dauerzustandes, aber nicht den eines vegetativen Stadiums verbindet, sondern als Kokken, in dem früher S. 93 und S. 109 bezeichneten Sinne.

Mit diesen Unsicherheiten und theilweisen Widersprüchen sind aber die Schwierigkeiten über Gonidien, einfache Sporen, Arthrosporen noch keineswegs erschöpft. Bei den höchsten Bakterienarten, Beggiatoa roseo-persicina sowohl als Crenothrix, hat man, Fig. 23 A und D, die Bildung grösserer ellipsoider oder kugliger Zellen beobachtet, welche vielleicht eine Fructificationsform herstellen und demnach als Makrogonidien bezeichnet wurden. Im Einzelnen ist die Bedeutung dieser Gebilde noch höchst unklar, wenn auch ein genetischer Zusammenhang mit den riesigen Monasformen, Fig. 14 A bis E, Fig. 15 G bis M, nicht unmöglich ist; doch kommen aufder anderen Seite auch alle möglichen Uebergangsformen, z. B. Fig. 23 A a×, von den Makrogonidien zu den Mikrogonidien oder Arthrosporen vor.

Fig. 24.

Ueber die Auskeimung der Arthrosporen ist nicht viel Genaues bekannt. Nach van Tieghem geht dieselbe bei Leuconostoc, Fig. 24 C, derart vor sich, dass die äusserste Membran unregelmässig einreisst, dann eine mittlere Membran aufquillt, so dass die Spore mit ihrer innersten Sporenhaut von einer Gallerthülle umgeben ist, (a bis c), dann streckt sich die Spore und theilt sich wie ein gewöhnlicher Kokkus (d bis g). Beim Bakterium Zopfii D streckt sich unter Abnahme des Brechungsvermögens die Arthro-

spore a, wird zum Kurzstäbchen, welches in Theilung eingeht (b bis d). Bei den Arthrosporen der Kommabacillen E streckte sich unter Verminderung des Brechungsvermögens die kugelige Zelle zu einem Stäbchen (b), welches sich schraubig krümmte (c), zu einem S-förmigen schraubigen Faden (d) heranwuchs und sich dann (e) theilte. Einzelheiten vermochte ich nicht festzustellen.

Viel einheitlicher und in den Grundzügen klarer liegen die morphologischen Verhältnisse bei den endogenen Sporen, Fig. 22. Bei der Bildung der endogenen Sporen machen sich, wie schon angedeutet, nur wenige Differenzen bemerkbar. Bei einzelnen Arten ändern die Zellen die Form nicht oder doch nicht deutlich, Fig. 22, B, C, D, H, während bei anderen die Zellen eine entschiedene Formveränderung erfahren, E, F, G, dabei besteht wieder die Möglichkeit, dass die Zelle vor der Sporenbildung sich in allen Dimensionen etwas vergrössert und dass in den vergrösserten Zellen die Sporenbildung bei Erhaltung dieser Form vor sich geht oder dass in der vergrösserten Zelle noch eine weitere Formveränderung durch Erweiterung an einer Stelle eintritt.

Cohn hatte bei seiner ersten Mittheilung der directen Beobachtung der Sporenbildung und Auskeimung[1]) schon ermittelt dass bei Bacillus subtilis sich in jedem Gliede nur eine Spore bildet. In dem vorher homogenen Inhalt bildet sich zunächst ein stark lichtbrechendes Körperchen und „aus jedem dieser Körperchen entsteht eine oblonge oder kurz cylindrische, stark lichtbrechende dunkel contourirte Spore". Bei der Keimung schwellen die Sporen „etwas an und treiben an einem Ende einen kurzen Keimschlauch, sie erschienen nun als Köpfchenbakterien".

Koch[2]) gab dann weiter an, dass die stark lichtbrechende, eiförmige Spore in „eine kuglige glashelle Masse eingebettet ist, welche wie ein heller schmaler, die Spore umgebender Ring aussieht." Bei der Keimung bleibt nun nach Koch der glänzende Körper zunächst unverändert, dagegen streckt sich die kuglige protoplasmatische Hülle, wird eiförmig und enthält an einem Pole noch

[1]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II, Heft 2, 1876, S. 264.
[2]) ibid. S. 289.

die Spore; dann wird die Hülle länger, fadenförmig und die Spore verliert ihren Glanz und wird blasser und kleiner. Koch meinte demnach, dass die Spore „aus einem Oel besteht, welches von einer dünnen Protoplasmaschicht eingehüllt ist. Letztere ist die eigentliche entwicklungsfähige Zellsubstanz, während ersteres vielleicht einen bei der Keimung zu verbrauchenden Reservestoff bildet.“

Gegen diese Auffassung des Vorganges machte Klein[1]) geltend, dass die nachgewiesene Resistenz gegen Hitze undenkbar sei, wenn eine äussere Protoplasmaschicht das wesentliche an der Spore sei, im Gegentheil müsse das neue Stäbchen aus dem Inhalt der Spore hervorgehen. Bei directer Beobachtung in der feuchten Kammer hatten Prazmowski[2]) und Brefeld[3]) die Keimung bei den Sporen von Bacillus subtilis ermittelt und direct gezeigt, dass das neue Stäbchen aus dem Inhalt und nicht aus der Umhüllung der Spore hervorgeht. Uebereinstimmend ermittelten beide, dass die Spore aus contrahirtem und deshalb stärker lichtbrechendem Protoplasma und nicht aus Fett besteht und dass die Spore von einer zweischichtigen Membran, welche also aus Endospor und Exospor zusammengesetzt ist, umgeben ist. Koch's Protoplasmahülle hielt Prazmowski für einen optischen Lichthof, ähnlich dem Lichthofe stark brechender Fetttröpfchen, während Brefeld und Ewart denselben für eine Gallerthülle erklärten. Diese Gallerthülle wächst beim Auskeimen nicht aus, sondern wird unter Aufquellen unsichtbar. Das Exospor reisst an einer Stelle ein oder wird an einer Stelle resorbirt, der contrahirte protoplasmatische Inhalt streckt sich zu einem Stäbchen, welches aus dem Risse oder der Oeffnung des Exospore austritt.

Im Allgemeinen vollzieht sich die Bildung der Spore derart, Fig. 22 A, dass der bis dahin homogene Inhalt trübe, und bei den grösseren Formen deutlich körnig (a) wird; dann sammelt sich der körnige Inhalt an einer Stelle mehr und mehr an, so dass ein immer grösser werdendes kugliges oder elliptisches, stark lichtbrechendes

---

[1]) Quarterly Journal of Microscopical Science 1878, S. 176.

[2]) Botanische Zeitung 1877 und Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterien-Arten 1880.

[3]) Botanische Zeitung 1878 und Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze IV, 1881.

Körperchen (b) entsteht. Wenn dieses Körperchen die definitive Grösse der Spore erreicht hat, bildet sich die Sporenhaut aus und die fertige Spore (c) erscheint in der Regel in einem wasserhellen Raume zu liegen oder richtiger wohl in einer wenig lichtbrechenden Substanz eingebettet zu sein. Auf jeden Fall findet eine ziemlich weitgehende Differenzirung des Protoplasma statt, da es schon in sehr frühen Stadien gelingt, die Sporen in einer anderen Farbe zu färben als den übrigen Theil der Zelle. Diese Differenzirung[1]) wird in dem Maasse deutlicher, als die Membran deutlicher wird und ist besonders bei ganz frei gewordenen Sporen gut zu beobachten. Man findet dann ganz gleichmässig roth oder blau gefärbte Sporen, während bei anderen die Membran intensiver gefärbt ist als der Inhalt und selbst die leeren Membranen noch etwas von dieser Färbung zeigen. Die Sporenfärbung wird durch die resistente Membran begünstigt, aber nicht allein durch dieselbe bedingt; Inhalt und Membran der endogenen Sporen zeigen bei der Färbung nur quantitative Differenzen. Wenn ich diese Erfahrungen über Sporenfärbung mit den directen Beobachtungen vergleiche, scheint mir die Bildung der endogenen Spore derart vor sich zu gehen, dass das Protoplasma der Zelle sich differenzirt, indem zunächst scheinbar geradeso wie bei der Zelltheilung die chromogene Substanz sich von einer nicht färbenden wasserklaren in Körnern trennt. Aber nicht die ganze chromogene Substanz tritt in die Bildung der Spore ein, sondern im Gegensatze zur einfachen Zelltheilung nur ein bestimmter Theil, wodurch mikrochemisch eine Differenz gegenüber der einfachen Zelltheilung gegeben ist. Die Membran der Spore wird nach ihrer Reaction zu urtheilen von derselben Substanz gebildet wie die Spore selbst, und ist deshalb wohl nichts weiter als ein Product der Spore selbst.

Länger als die in der Sporenfärbung sich kundgebende mikrochemische Differenz ist durch van Tieghem bei Clostridium butyricum und Spirillum amyliferum bei der Sporenbildung eine andere chemische Differenzirung bekannt. Bei diesen Arten zeigt das Protoplasma vor der Sporenbildung Granulose-Reaction, doch bildet sich die Spore in einem granulosefreien Raume.

---

[1]) cfr. meine Methoden der Bakterienforschung 1. und 2. Aufl. 1885, S. 56; 3. Aufl. 1886, S. 85.

In einer Zelle bildet sich, wie Cohn von Anfang an richtig erkannt hatte, nur eine Spore und Fälle, in denen in einer Zelle mehrere Sporen vorkommen, z. B. Fig. 22 E, g, sind nur scheinbare Ausnahmen, weil es sich dabei, je nach der Auffassung, nur um verfrühte Sporenbildung oder um verspätetes Auftreten der Membran resp. Deutlichwerden der Gliederung handelt. Dass die Einzelglieder der Bakterien nicht isodiametrische sein müssen, zeigt sich bei der Sporenbildung recht deutlich, und selbst Buchner muss zugeben, dass bei der Sporenbildung ausgesprochene Langstäbchen häufig vorkommen. Die Sporenbildung stellt sich bei der Mehrzahl der Zellen ein, doch bleiben einzelne Zellen immer frei und selbst eine beginnende Sporenbildung kann wieder rückgängig werden. Der Grund der Sporenbildung liegt in der Regel sehr deutlich in einer Erschöpfung des Nährmaterials, wodurch die weitere Existenz der vegetativen Zellen unmöglich wird und bei den Ausnahmen, in denen z. B. bei Clostridium butyricum neben Sporen-bildenden Zellen vegetative sich finden, ist vielleicht doch eine partielle Erschöpfung des Nahrmaterials an der Sporenbildung betheiligt.

Beim Keimen der endogenen Sporen, Fig. 24 A, B, a, nimmt zunächst das Volumen der Spore unter Verminderung der Lichtbrechung etwas zu (b), dann stellt sich an einer Stelle eine Ausstülpung ein, welche nichts weiter ist als das hervorsprossende Stäbchen. Prazmowski und Brefeld hatten zunächst für Bacillus subtilis, A, beobachtet, dass das neue Stäbchen A (d, e, f) senkrecht zur Längsachse der Spore austritt und Prazmowski beobachtet, dass bei Clostridium butyricum die Keimung in derselben Richtung erfolgt wie die Längsachse der Spore B (d, e, f). Damit war die Kenntniss von zwei verschiedenen Formen der Sporen-Keimung gewonnen, wodurch der Vorgang für die Artbestimmung von einschneidender Bedeutung wurde, wie dies schon früher kurz angedeutet wurde S. 66. Prazmowski fand[1]), dass die Sporenbildung und Sporenauskeimung schlechthin constante Formmerkmale sind, welche sich bei Aenderungen der Aussenverhältnisse nicht ändern.

---

[1]) Biologisches Centralblatt 1884, No. 13.

Die Form der Sporen ist für die verschiedenen Arten constant, das Temperaturoptimum für Bildung und Auskeimung der Sporen bleibt sehr gleichmässig, noch mehr gilt dies vom Temperaturminimum; während z. B. das Minimum der Sporenbildung für Bacillus subtilis nach Brefeld bei ca. 10° liegt, liegt dasselbe für die Milzbrandbacillen nach Koch bei 15° und auch die abgeschwächten Milzbrandbacillen halten dieses Minimum nach meinen Beobachtungen fest, wodurch sich eine weitere Differenz gegen Bacillus subtilis ergiebt.

Sicher ist, dass der Einriss oder die Resorption der Membran bei verschiedenen Arten an verschiedener Stelle der Spore erfolgt. In Folge dessen scheint das neue Stäbchen bald in der Richtung der Achse, bald senkrecht zur selben auszutreten. De Bary hält dies aber nur für eine scheinbare Kreuzung der Wachsthumsrichtung. In Wirklichkeit keimt das Stäbchen auch bei Bacillus subtilis nach seiner Auffassung[1]) in der Längsrichtung der Spore, nur wird es durch den seitlichen Riss zu einer Schwenkung von 90° genöthigt, die es bei seiner nachgiebigen Membran meist ausführen kann, aber bisweilen, wenn die Enden zu fest sitzen, nicht auszuführen im Stande ist.

Nach de Bary scheint die Frage, ob bei Kokkenformen endogene Sporen vorkommen, negativ entschieden, besonders auch nachdem van Tieghem die Sporen von Leuconostoc nur noch für Cysten hält. Aus allgemein morphologischen Erwägungen scheint es mir aber gut, über diese Frage noch nicht vollständig verneinend abzuurtheilen. Einerseits ist eine scharfe Grenze zwischen Kokken, Stäbchen und Spindelstäbchen nicht zu ziehen und andererseits ist die Beurtheilung der Entstehung einer kugligen Spore in einer Kokkenform so schwierig, dass selbst, wenn sie vorhanden ist, sie vielleicht nur wie eine Arthrosporenbildung aussieht. Der mit Hülfe von Sporenfärbungen vielleicht zu führende, bis jetzt allerdings noch ausstehende Nachweis der Bildung von endogenen Sporen in Kokkenformen, würde eine bis jetzt gar nicht zu überbrückende Kluft zwischen den endogenen und arthrosporen Bakterien als weniger einschneidend hinstellen. Schon nach den bisherigen Beobachtungen

[1]) Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze 1884, S. 505.

bin ich geneigt, die Differenz zwischen den endogenen Sporen und Arthrosporen für etwas geringer zu halten.

Der Beginn der Bildung der ächten endogenen Spore, Fig. 22, A, und der Beginn der Arthrospore, Fig. 23, K, weist ein gleiches Moment auf, die Contraction des Inhalts, so dass sich nach dieser Richtung der auskeimende Theil derselben, der Inhalt der endogenen Spore morphologisch mit dem Inhalt der Arthrospore vergleichen lässt. Würde sich bei bestimmten Kokkenformen eine endogene Sporenbildung finden derart, dass ein verhältnissmässig grösserer Theil oder der ganze Inhalt zur endogenen Spore wird, so würde eine solche endogene Spore eine vermittelnde Stellung zwischen dem nur contrahirten Protoplasma der Arthrospore und der noch weiter differenzirten endogenen Spore der Stäbchen und Schrauben einnehmen, bei denen nur ein Theil des Inhalts in die Bildung der endogenen Spore eintritt. Die endogene Spore der Stäbchen würde sich dann herleiten lassen aus arthrosporen Formen, und die Bildung der resistenten Membran der endogenen Spore würde nur als eine besondere Anpassungserscheinung aufzufassen sein. Vorläufig haben sich noch keine Thatsachen ermitteln lassen, welche über derartige Fragen irgend ein positives Urtheil gestatten und unser dürftiges Wissen über diese Dinge ist am allerwenigsten ein Grund, diese theoretischen Erwägungen ohne Weiteres von der Hand zu weisen, welche bei etwaiger Realisirung dieses dunkle Gebiet mit einem Schlage wentlich klären würden.

XI.

Gattungen der Bakterien.

Will man versuchen, aus den bis jetzt bekannten Thatsachen eine Eintheilung der Bakterien in natürliche Gattungen und Arten herzuleiten, so kann dies nur in dem Sinne möglich sein, dass die Fructification in erste Linie gestellt wird. In disser Hinsicht scheiden sich nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens die Bakterien in zwei grosse Gruppen. Die erste Gruppe umfasst die Arten mit Bildung endogener Sporen; die andere umfasst alle

übrigen und enthält darunter einmal die Arten mit nachgewiesener Bildung von Arthrosporen und dann Formarten, deren etwaige Fructification noch unbekannt ist. Bei den letzteren kann nur der endgültige Nachweis der besonderen Fructificationsform über die definitive Stellung entscheiden.

Da bei den meisten Arten die Fructification noch unbekannt ist und deshalb die Aufstellung von Formarten noch nicht ganz umgangen werden kann, wird sich auch bei den Gattungen eine scharfe Abgrenzung von natürlichen Gattungen nicht immer ermöglichen lassen. Bei der Abgrenzung nach der Form muss den constanten Formen die grössere Wichtigkeit beigelegt werden und in dieser Hinsicht ist mit der Beobachtung zu rechnen, dass wesentlich drei Gruppen von vegetativen Zellen in Frage kommen. Von den Verbänden derselben ist die Verbindungsweise der Einzelzellen wieder wichtiger als die Form der Zoogloea.

A. Bakterien mit Bildung endogener Sporen.

1. Gattung Kokkaceen? Die Frage, ob es endospore Kokkaceen giebt, ist aus den oben mitgetheilten Gründen als eine offene zu betrachten. Die Angaben von Salomonsen und van Tieghem würden darauf hindeuten, dass es sich um Arten handelt, deren vegetative Zellen durch die Kokkenformen gebildet werden und bei denen als Verband der Einzelzellen Ketten vorkommen. Ein genaueres Studium der Sporen hat erst darüber zu entscheiden, ob sich bei diesen Bakterien vielleicht die Untergattungen

1) Streptokokkus?
2) Leuconostoc?

als hierher gehörig erweisen. Wenn ich Leuconostoc nur den Werth einer Untergattung, ja vielleicht nur den einer ächten Art zuweisen kann, so liegt dies darin, dass das auffallendste Merkmal, die mächtige Zoogloea, ein an sich schwankendes Formmerkmal betrifft, während die Anordnung der Kokken in den Ketten und die Bildung der Sporen in den Ketten genau so ist wie nach Salomonsen bei anderen kettenbildenden Arten von Kokkaceen.

II. Genus Bakteriaceen. Die vegetativen Zellen sind Stäbchen im weitesten Sinne des Wortes. Die Länge der

Stäbchen ist nach Arten und Entwicklungsstadien verschieden und die kleinsten Theilungsprodukte sind manchmal schwer von den Kokkenformen zu trennen. Ferner ist es als offene Frage anzusehen, ob die Stäbchen sich unter besonderen Umständen in kuglige Zellen gliedern können, so dass das Aussehen einer perlschnurartigen Kette vorkommt, wie sie Cohn bei Stäbchen und Schrauben als Gonidienbildung, Zopf als Mikrokokkenbildung bezeichnet. Die vegetativen Stäbchen bilden in gewissen Entwicklungsstadien kürzere oder längere Fäden, aus denen schliesslich Zoogloeen hervorgehen, in denen die Einzelzellen und Fadenfragmente bald regelmässiger, bald unregelmässiger angeordnet sind. Die Fäden sind bald starr, bald wellig gebogen und können gelegentlich Schleifen und Umschlingungen bilden. Die Sporen bilden sich in den isolirten oder zu Fäden verbundenen Einzelzellen der Stäbchenform.

Untergattungen.

1) Bacillus. Die Einzelstäbchen ändern vor und während der Sporenbildung ihre Gestalt nicht oder doch nicht deutlich. Fig. 22, B, C, D.

2) Clostridium. Die Einzelstäbchen sind bei manchen Arten schon an und für sich Spindelstäbchen oder die geraden Stäbchen ändern vor der Sporenbildung ihre Gestalt deutlich, so dass Spindel- oder Keulen-Formen entstehen, Fig. 22, E (a, b, c, d) und F (b). Die Sporen bilden sich in den Erweiterungen, Fig. 22, E (f, g), F (a, c). Die letzteren Formen wurden auch als Köpfchenbakterien oder Trommelschlägerform bezeichnet.

De Bary fasst alle Stäbchenformen mit endogenen Sporen in eine Gattung Bacillus zusammen. Eine derartige Zusammenfassung ist später immer leichter als eine Trennung. Mir scheint es vorläufig richtiger, die beiden Untergattungen zu trennen, weil dadurch eine grössere Anzahl von Formmerkmalen berücksichtigt werden kann, vor Allem aber, weil diese kleinen Formeigenthümlichkeiten, trotz mancher Unsicherheiten im Einzelfalle, im Grossen und Ganzen so regelmässig und typisch wiederkehren, dass eine gewisse Gesetzmässigkeit nicht verkannt werden kann. Besonders ist zu berücksichtigen, dass das Auftreten dieser Formen mit dem con-

stantesten Formmerkmal, der Sporenbildung, in einer nicht zu verkennenden Weise zusammenhängt. Die jetzt vorliegenden Thatsachen lassen deshalb diesen Differenzen noch einen grösseren Werth beilegen. Erst genauere und ausgedehntere Untersuchungen können definitiv entscheiden, ob die Unterschiede nicht zur Trennung genügen; zur Trennung in ganz differente Genera scheinen mir aber die Differenzen nicht auszureichen.

III. Genus Spirobakteriaceen. Die vegetativen Zellen sind Schraubenstäbchen. Die Länge schwankt nach Art und Entwicklungsstadium, so dass die kleinsten Theilungsprodukte nicht immer sicher von Stäbchen oder ellipsoiden Zellen zu unterscheiden sind und bei den längeren Gliedern eine Unterscheidung von einfach gekrümmten Stäbchen nicht immer leicht ist. Vielleicht können auch diese schraubigen Stäbchen sich in der angedeuteten Weise bisweilen in Gonidin oder Kokken gliedern. Die Stäbchen bilden schraubige Fäden, welche besonders nach dem Stadium der Entwicklung und den Aussenbedingungen bald als starre, bald als flexile Schrauben erscheinen, welche bald eng, bald weit gewunden sind. Die Schraubenstäbchen und die schraubigen Fäden können Schwärme bilden, welche bisweilen zu Zoogloea vergallerten.

Die Sporen bilden sich in den isolirten oder zu Fäden verbundenen Zellen.

Untergattungen.

1) Vibrio. Die Schraubenstäbchen ändern vor der Sporenbildung ihre Gestalt, Fig. 22, G (a bis c), und die Spore bildet sich in der Erweiterung (d).

2) Spirillum. Die einzelnen Schraubenstäbchen und in Folge dessen auch der schraubige Faden ändern bei der Sporenbildung die Form nicht, Fig. 22, H.

Die Motive zur Trennung in zwei Untergattungen sind im Princip dieselben wie die für die einstweilige Trennung von Bacillus und Clostridium und liegen wesentlich in unserer ungenügenden Kenntniss. Sollten die Differenzen später sich als ungenügend zur Trennung in zwei Untergattungen herausstellen, so würden dieselben nach van Tieghem und de Bary in einer Gattung Spirillum jeder Zeit leicht vereinigt werden können.

B. Bakterien mit Bildung von Arthrosporen incl. der Bakterien, deren Fructification unbekannt ist.

I. Gattung. Arthro-Kokkaceen. Die vegetativen Zellen werden durch Kokkenformen gebildet.

Untergattungen.

1) Arthro-Streptokokkus. Die Zellen bilden Ketten. Bei dieser Form wiederholen sich die unter Streptokokkus schon angeführten Schwierigkeiten. Es ist einstweilen wahrscheinlicher, dass Streptokokkus, Arthro-Streptokokkus und vielleicht selbst Leuconostoc nur eine natürliche Gattung Streptokokkus bilden. Aber die Möglichkeit muss offen gehalten werden, dass sich unter den Kettenkokken verschiedenwerthige Gruppen finden. Deshalb ist als weitere Untergattung vorläufig

2) Leuconostoc noch aufzuführen, Fig. 23, G, welche sich nur durch die froschlaichähnliche enorme Zoogloea von den übrigen Kettenkokken unterscheidet. Die Formen der vegetativen Einzelzellen sind entschiedene Kokkenformen und einzelne vor der Theilung etwas länger gestreckte Zellen ändern daran gar nichts.

3) Merista. Die Zellen bleiben derart in näherem Zusammenhang, dass 4 in einer Fläche angeordnete Einzelzellen, ein Tetrade, das Höhestadium darstellen, Fig. 1, C, Fig. 17, A, e; B, c, d. Daneben finden sich Einzelzellen, Doppelkokken und kleine Ketten. Beim Zerfall der flächenförmig angeordneten Tetraden, Fig. 20, A, können sich unregelmässige Gruppen von Kokken bilden.

4) Sarcina. Durch Theilung nach den 3 Richtungen des Raumes entstehen als Höhestadien Packete von 8 Zellen, Fig. 17, B, f, Fig. 20, B, c, welche bei bestimmter Entwicklung wie waarenballenähnlich eingeschnürte Körper, Fig. 20, B, d und e, erscheinen. Bei der Entwicklung zu diesen Ballen nehmen die Tetraden häufig die Form Fig. 1, D, Fig. 17, B, e, Fig. 20, B, b an, so dass bei fehlenden Packeten das auffallend häufige Auftreten dieser Form der Tetrade den Verdacht rege hält, dass es sich um eine Sarcina und nicht um eine Merista handelt. Ausser Tetraden gehören in die Entwicklung der Sarcina auch einfache und Doppelkokken, Fig. 17, B; Ketten sind bisher bei ächter Sarcina noch nicht gefunden worden

Beim Zerfall der Packete kommt es zu unregelmässigen Anhäufungen von Kokken.

5) Mikrokokkus. Die Kokken sind in der Zoogloea unregelmässig, in Haufen angeordnet, Fig. 17, C.

Die Aufstellung einer Untergattung

6) Askokokkus scheint mir nach unseren Kenntnissen nicht sonderlich gerechtfertigt. Die Anordnung der Kokken in der schlauchförmigen Zoogloea, Fig. 11 A, bietet nichts anderes, als bei der Untergattung Mikrokokkus, und die eigenthümliche Zoogloea ist hier so gut und so schlecht als Gattungsmerkmal brauchbar, wie bei anderen Zoogloeen.

Eine Abgrenzung in ganz differente Gattungen ist bei dem Vorhandensein von Uebergangsformen schwer durchzuführen. Dagegen genügen die Abweichungen zur Unterscheidung in Untergattungen. Bei dieser weniger schroffen Abgrenzung ist eine Vereinigung, welche durch genauere Kenntnisse etwa nöthig werden sollte, leichter durchzuführen.

II. Gattung. — Arthro-Bakteriaceen. Die vegetativen Zellen gehören der Stäbchenform an. Die Verbindung der Einzelzellen liefert kürzere oder längere Fäden, deren Fragmente in der Zoogloea bald regelmässiger, bald unregelmässiger angeordnet sind. Bei einzelnen Arten sind kuglige Glieder als Arthrosporen aufzufassen, während bei anderen die Möglichkeit offen zu halten ist, dass noch endogene Sporen gefunden werden und die Arten zu den Bacillen oder Clostridien gehören. Die hierher gehörigen Arten sind zum grössten Theil ungenügend untersucht. Die Aufstellung von Gattungen ist deshalb nur als ein Compromiss zwischen dürftigem Wissen und allgemeinen morphologischen Erwägungen aufzufassen, mit der Reserve, dass später vielleicht eine einzige Gattung alle diese Formen umfasst und dass andere einstweilen hierher gerechnete Arten später anderweitig untergebracht werden müssen. Ich unterscheide die Untergattungen:

1) Arthro-Bakterium oder Bakterium s. str. Die Einzelstäbchen bilden Fäden, welche gerade oder wellig gebogen sind. Es findet keine Bildung endogener Sporen statt oder dieselbe

ist bis jetzt unbekannt. Dies ist der einzige durchgreifende Unterschied gegen Bacillus und Clostridium.

2) Spirulina (Proteus). Die Fäden können gerade, wellig gebogen und schraubig gewunden sein.

III. Gattung. — Arthro-Spirobakteriaceen. Die vegetativen Zellen sind schraubige Stäbchen und die Fäden Schrauben, ebenso wie bei Vibrio und Spirillum. Der Unterschied liegt nur in dem Nachweise von Arthrosporen oder dem fehlenden Nachweise von endogenen Sporen.

Untergattung: Spirochaeta.

Wenn vorläufig der Name Vibrio nicht für endospore Arten reservirt werden müsste, wäre es vielleicht bequemer gewesen diesen Namen für die Gattung zu wählen. Zur Gattung Spirochaeta gehören die bis jetzt bekannten Kommabacillen; die Spirochaeten des Rückfallfiebers, Fig. 14 II f, zeigen in den schraubigen Fäden die auffallendste Uebereinstimmung mit den schraubigen Fäden der sogenannten Kommabacillen g; selbst die vielleicht mit der Fructification, der Bildung von Arthrosporen zusammenhängenden kugligen Gebilde im Verlaufe der Schrauben sind bei beiden Arten bekannt.

Zu den Arthrosporen-Bakterien gehören ferner noch folgende Gruppen:

IV. Leptotricheen. Das vegetative Stadium ist durch Stäbchenformen gebildet. Die Fäden können gerade, wellig gebogen und schraubig gewunden sein und zeigen bisweilen dadurch, dass das eine Ende sich festsetzt, einen Gegensatz von Basis und Spitze. Bei der Gliederung der Stäbchen entstehen kuglige Glieder, welche zum Theil sicher als Arthrosporen aufzufassen sind.

1. Gattung. Leptothrix von Zopf unterscheidet sich von den Arthro-Bakteriaceen nur dadurch, dass die Fäden durch Festsetzen bisweilen einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen. Ich vermag bis jetzt keinen scharfen Unterschied zwischen diesen Gattungen zu erkennen und halte die Möglichkeit offen, dass diese Gattungen Bakterium, Spirulina und Leptothrix vielleicht später in eine einzige natürliche Gattung Arthro-Bakterium vereinigt werden können.

2. Gattung. Crenothrix. Die Fäden zeigen Scheidenbildung; in den Scheiden können sich Eisensalze ablagern; die Arthrosporen sind vielleicht schwärmfähig.

3. Gattung. Beggiatoa. Die Fäden ohne Scheide. Die Zellen können bei der Reduction von Sulfaten Schwefelkörner in sich ablagern.

4. Gattung. Phragmidiothrix ist noch von zweifelhafter Zugehörigkeit zu den Bakterien. Die Fäden sind in niedrige Cylinderscheiben gegliedert, welche sich in Halbscheiben, Scheibenquadranten und schliesslich in Kugeln gliedern.

V. Cladotricheen. Die vegetativen Zellen gehören den Stäbchenformen an. Die Fäden mit Scheiden können gerade, wellig oder schraubig sein und zeigen Verzweigung, Fig. 5.

Gattung: Cladothrix.

Wenn auch die von Cohn zuerst erkannte Differenz zwischen endogenen Sporen und Gonidien bei der Eintheilung der Bakterien von de Bary und mir als wesentlichstes Merkmal hingestellt wurde, so ist doch andererseits damit zu rechnen, dass die Fructification bei sehr vielen Bakterien noch unbekannt ist, so dass bei der ersten Bestimmung wohl immer nach Formmerkmalen verfahren werden muss. In dieser Hinsicht bleiben die Formen der Einzelzellen und ihre freien oder in Zoogloea vereinigten Verbände das Wichstigste und erst wenn auf diese Weise die erste Erkennung eingetreten ist, kann auf Grund der genauen Ermittelung der Sporenbildung die definitive Zuweisung zu einer bestimmten Gattung erfolgen. Hat man z. B. Stäbchen und Fäden ohne Scheiden beobachtet, so ist es unsicher, ob es sich um die Gattungen Bakterium, Bacillus oder Clostridium handelt. Ermittelt man keine Sporenbildung, so handelt es sich um Bakterium, findet man ohne Formveränderungen der Zellen endogene Sporen, dann, aber auch erst dann hat man ein Recht, die Stäbchenbakterien Bacillus zu nennen. Findet man schraubige Stäbchen und Fäden, so bleibt zunächst die Wahl zwischen Spirillum, Vibrio oder Spirochaeta. Der Nachweis von endogenen Sporen ohne Veränderung der Schraubenform weist die Formen den Spirillen zu, während bei Fehlen oder nicht gelingendem Nachweis von endogenen Sporen vorläufig die Diagnose Spirochaeta zu lauten hätte.

Kokkenformen	in Ketten angeordnet,	Zoogloea, mässig; Streptokokkus	Sporen endogen?	Streptokokkus?
			Arthrosporen oder Sporen unbekannt	Arthro-Streptokokkus.
		Zoogloea sehr stark		Leuconostoc.
	zu 4 angeordnet	daneben kleine Ketten		Merista.
		daneben keine Ketten	}	Sarcina.
	zu 8 angeordnet.		}	Sarcina.
	unregelmässige Haufen	Zoogloea unbestimmt		Mikrokokkus.
		Zoogloea in Kugeln gegliedert		Askokokkus.
Stäbchenformen	kleinere oder längere Fäden, ohne Gegensatz von Basis und Spitze; Fäden flexil oder starr	Fäden gerade oder wellig, keine endogenen Sporen		Arthro-Bakterium.
		Fäden gerade. wellig oder schraubig, keine endogenen Sporen		Spirulina.
		Fäden gerade oder wellig, Sporen endogen	ohne Veränderung der Zelle	Bacillus.
			mit Veränderung der Zelle, Spindelstäbchen	Clostridium.
	Fäden mit Gegensatz von Basis und Spitze	Fäden ohne Scheide	ohne Einlagerungen von Schwefel	Leptothrix.
			mit Einlagerungen von Schwefelkörnern . . .	Beggiatoa.
		Fäden mit Scheide	unverzweigt	Crenothrix.
			verzweigt	Cladothrix.
Schraubenstäbchen	schraubige Fäden, flexil oder starr	Bildung von Arthrosporen oder unbekannte Fructification		Spirochaeta.
		endogene Sporen	mit Aenderung der Form	Vibrio.
			ohne Aenderung der Form	Spirillum.

Die ontogenetischen Beziehungen der Bakterien sind noch so unklar, dass es jetzt noch gar nicht möglich ist, gegen jeden Einwand gesicherte natürliche Gattungen abzugrenzen. Der Eine wird unter einer Gattung viele Formen und Arten zusammenfassen, die ein Anderer noch in viele Gattungen getrennt wissen will. Mein vermittelnder Vorschlag sucht nur auf dem von Cohn, van Tieghem und de Bary betretenen Wege einen weiteren Schritt zu ermöglichen und die gegenseitige Verständigung zu erleichtern

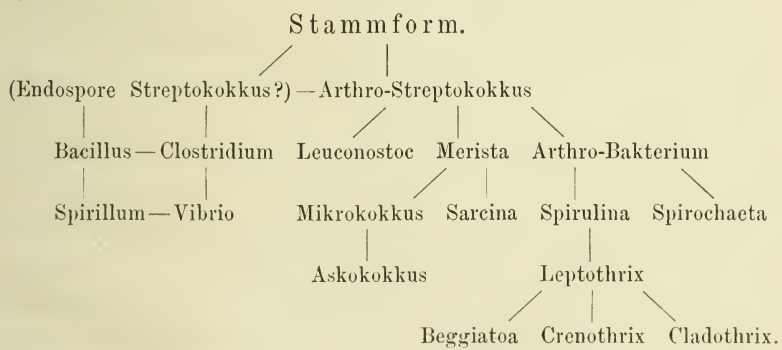
Deshalb war ich genöthigt, entgegen dem Usus, alle Schwächen meiner Eintheilung selbst darzulegen, um möglichst gegen Missverständnisse geschützt zu sein.

XII.

Phylogenetische Beziehungen der Bakterien.

Wie ganz anders müssen sich bei derartiger Sachlage die Versuche gestalten, etwa die phylogenetischen Beziehungen der Bakterien klarzustellen. Während bei ausschliesslicher Berücksichtigung der Wuchsformen die Bakterien sämmtlich auf einen einheitlichen Ursprung hinweisen, wird dies sofort anders, wenn man die Fructification berücksichtigt.

Die endosporen Bakterien sind sicher nahe verwandt mit den arthrosporen Arten, aber bis jetzt fehlt das vermittelnde Glied. Enthält vielleicht die Gattung Streptokokkus in dem oben von mir erläuterten Sinne endospore und arthrospore Arten oder stammen die beiden Reihen von einer ausgestorbenen Stammform? In diesem Falle liessen sich durch folgenden Stammbaum die etwaigen Beziehungen der durch die Fructification jetzt noch scharf geschiedenen Gruppen darstellen.



Dass die Bakterien die nächsten Beziehungen zu Spaltalgen besitzen haben Perty 1852 und Cohn 1853 gezeigt, indem sie besonders die Fadenbakterien mit den Oscillarien für nahe verwandt

hielten. Besonders Zopf hat diesen Nachweis so gesichert, dass, ganz abgesehen von den chlorophyllführenden Arten, jede morphologische Beziehung zu ächten Pilzen zurückgewiesen werden muss.

So lange man nur die Wuchsformen kannte, hielt es, wie Cohn dies dargelegt hat, nicht schwer für jede Formgattung der Bakterien eine verwandte Formgattung der Spaltalgen zu finden. An Mikrokokkus schliessen sich die Chrookokkaceen an, und unter diesen Merista und Sarcina am engsten an die Formgattung Merismopedia. Die Fadenbakterien gehören zu den Oscillaria; Spirochaeta zur früheren Formgattung Spirulina. Auf diese Weise hatte, wie schon S. 34 erwähnt, Cohn die einzelnen Formgattungen der Bakterien mit den Spaltalgen, welche ähnliche Verbände der Einzelzellen zeigen, in nähere Beziehungen gestellt als zu anderen Formgattungen der Spaltalgen. Diese Formähnlichkeit genügt aber nicht sicher zur Ermittelung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse, nachdem sich einerseits herausgestellt hat, dass die Fadenbakterien auch Zoogloea bilden können und nachdem besonders Zopf ermittelt hat, dass die nicht fädigen, Zoogloea-bildenden Spaltalgen, die Chrookokkaceen den fädigen, den Nostochineen, näher stehen. Speciell hatte Zopf gefunden, dass viele fädige Spaltalgen Chrookokkaceenähnliche Entwicklungszustände durchmachen können und bei Tolypothrix fand er Entwicklungsformen, welche morphologisch von der Formgattung Nostoc nicht zu unterscheiden waren.

Nach derartigen Ermittelungen wird man wohl die Beziehungen der Bakterien zu den Spaltalgen nicht mehr ausschliesslich nach der Form einzelner besonders auffälliger Entwicklungsstadien durchführen dürfen. Man wird im Allgemeinen noch Leuconostoc an Nostoc, Sarcina an Merismopedia, Mikrokokkus und Askokokkus an Chrookokkaceengattungen im bisherigen Sinne anknüpfen können, ohne damit aber sicher natürliche Verwandtschaftsbeziehungen ermittelt zu haben. Dagegen scheinen die Beziehungen von Beggiatoa zu Oscillaria, von Crenothrix zu Chamaesiphon, von Cladothrix zu Tolypothrix unter den Spaltalgen wirkliche phylogenetische zu sein.

Die sicher endosporen Arten lassen sich mit keiner Gattung der Spaltalgen direct in Beziehung stellen, sondern sie nehmen sich wie eine nicht weiter entwickelte Seitenkette aus. Die endogene

Spore findet nur ein Analogon in den Cysten einiger Flagellaten, wie Spumella und Chromulina. Auf der anderen Seite ist es auffallend, wie ähnlich besonders die Monasformen manchen anderen Flagellaten sind. Hiernach ergeben sich, wie schon Bütschli und de Bary angedeutet haben, noch folgende Möglichkeiten über die Abstammung der Bakterien und ihrer beiden Hauptgruppen.

Flagellata ⟨ endospore Bakterien,
arthrospore Bakterien — Spaltalgen,

oder Flagellata — unbekannte Stammform ⟨ endospore Bakterien,
arthrospore Bakterien,

oder Flagellata-Streptokokkus ⟨ endospore Streptokokkus — endospore Bakterien,
Arthro-Streptokokkus — arthrospore Bakterien.

Eine weitere Frage phylogenetischer Art, welche sich hier anschliesst, betrifft die Beziehungen der Algen zu den Spaltalgen. In dieser Hinsicht genügt wohl die Andeutung, dass es durchaus noch nicht genügend motivirt ist, dass die Spaltalgen direct zu den Algen hinüberleiten, derart, dass die Bakterien die niedrigste Abtheilung dieser Reihe des Pflanzenreiches bilden. Es ist recht wohl möglich, dass die Algen sich neben den Bakterien und Spaltalgen aus unbekannten Stammformen entwickelt haben, von denen die Spaltalgen einen abgeschlossenen Seitenzweig bilden, während die Algen die Hauptreihe des Pflanzenreiches einleiten.

Derartige Erwägungen, welche nur unter vollster Kenntniss aller Wuchsformen und der Entwicklungsgeschichte überhaupt discutirbar sind, zeigen wohl zweifellos, dass mit schroffer und einseitiger Stellungnahme nichts Brauchbares auf dem Gebiete der Morphologie der Bakterien zu leisten ist. Wohl aber ist eine unbefangene Beurtheilung möglich, wenn man einerseits mit de Bary und mir den Hauptwerth im Anschlusse an die grundlegenden Arbeiten von Cohn, Prazmowski und van Tieghem auf die Fructification legt und andererseits als gleichwerthig die Gesammtheit aller Wuchsformen, im Anschlusse an die älteren Desiderate von Cohn, berücksichtigt. Einstweilen ist es noch nicht möglich immer zur Aufstellung von natürlichen Gattungen und Arten zu gelangen und unser jetziges Wissen zwingt uns noch oft genug, nur um überhaupt Klarheit zu gewinnen, provisorisch, wenn auch

in beschränktem Maasse, Formgattungen und Formarten aufzustellen. Die praktischen Aufgaben der Bakteriologie für Pathologie, Hygiene und Physiologie werden im Grossen und Ganzen durch diese Unsicherheiten wenig alterirt, aber die richtige morphologische Lösung entscheidet oft mit einem Schlage eine strittige Frage, so dass eine genauere Kenntniss der Morphologie und der durch dieselbe zu lösenden Aufgaben auch für Physiologie und Pathologie oft von grösserem Werthe ist, als der Praktiker im Allgemeinen geneigt ist dieser vorwiegend botanischen Seite der Forschung zu widmen.

